ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

3

МАРТ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 577.4 : 581.5 : 581.9

© 1991 г.

Б. А. Юрцев

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЛОРИСТИКА [1]

B. A. YURTSEV. THE STUDY OF BIOLOGICAL DIVERSITY AND THE COMPARATIVE FLORISTICS

Угроза потери биологического разнообразия (БР) планеты (разнообразия организмов — таксономического и типологического; разнообразия природных сочетаний организмов — от сообществ до крупных выделов биоты) заставила международное сообщество осознать необходимость разработки и реализации долгосрочной системы мер по сохранению БР. Намечаемое на 1992 г. принятие международной конвенции о сохранении БР будет означать «социальный заказ» наукам, изучающим БР, в первую очередь — систематической биологии и биогеографии, геоботанике, синэкологии. Показано, что наиболее универсальный подход к сохранению БР — сохранять природные территориально-функциональные комплексы видов, обладающие способностью к неограниченно долгому самоподдержанию на фоне стабильной и умеренно флуктуирующей среды и к эволюционной адаптации к меняющимся условиям. В основе учета, мониторинга и сохранения БР должны лежать фундаментальные знания об эколого-географической структуре БР. Показано, что отечественная школа сравнительной флористики («школа А. И. Толмачева») разработала подходы к выявлению и анализу основных элементов эколого-географической структуры БР растительного покрова, включая методы анализа таксономического и типологического разнообразия любых выделов биоты.

Задача этой статьи — обсудить роль, которую призвана сыграть сравнительная флористика (включая такие ее новые разделы, как экотопологическая флористика) в изучении биологического разнообразия (БР), прежде всего видового разнообразия растительного покрова планеты.

Проблема биологического разнообразия за последние годы была осознана как одна из ключевых проблем глобальной экологии, сопоставимая по экологической, экономической, социальной и политической значимости с проблемой «озоновых дыр» или «парниковым эффектом» в атмосфере. Это связано с катастрофически быстрым разрушением БР, прежде всего разнообразия видов,[2] популяций, а также растительных сообществ и экосистем во многих крупных регионах Земли, заменой их однообразными «бурьянными» группировками апофитов и заносных «сорняков».

В 1987 г. Совет управляющих Экологической программы ООН (ЮНЕП) в своем решении 14/26 (от 17 июня, Найроби, Кения) выступил с инициативой изучить желательность и возможность подготовки международной конвенции о сохранении биологического разнообразия. Была создана небольшая специальная группа экспертов, которые в своем обстоятельном докладе (29—31 августа

---

[1] Расширенный текст доклада, прочитанного на заседании Комиссии по классификации, районированию и картографированию растительности ВБО, посвященном 90-летию со дня рождения академика Е. М. Лавренко (20—21 апреля 1990 г.).

[2] По прогнозу экспертов ЮНЕП (Экологической программы ООН; в их число входил известный ботаник д-р Peter Raven), около 1 млн видов живых организмов (прежде всего, обитателей тропиков) — из 5—20 млн существующих (согласно разным оценкам, описано пока около 1.4 млн) могут исчезнуть в ближайшие 20—30 лет, что означает скорость вымирания около 100 видов в день, что в 1000 раз превышает скорость исчезновения видов, прослеживаемую за всю историю человечества. Конечно, точность оценок невелика.

1988 г.) обосновали необходимость принятия такой конвенции и выдвинули систему предложений о ее характере, целях, содержании. С тех пор в Женеве состоялось уже 3 сессии специальной рабочей группы экспертов по подготовке конвенции (16—18 ноября 1988 г.; 19—23 февраля 1990 г.; 9—13 июля 1990 г.; во второй сессии автор принял участие как представитель СССР). Согласно решению Совета управляющих ЮНЕП, конвенция должна быть подготовлена к сессии Генеральной Ассамблеи ООН по проблемам глобальной экологии, которая состоится в 1992 г. в Бразилии. На ней намечено официально принять 2 международные конвенции: о глобальных изменениях климата и о сохранении биологического разнообразия. При Госкомприроде СССР недавно создана представительная Советская рабочая группа по подготовке второй конвенции. Пока в подготовке конвенции о сохранении БР участвуют преимущественно представители природоохранных ведомств. Активное участие ученых (биологов, экологов, биогеографов) насущно необходимо для разработки научно обоснованных подходов к учету, мониторингу и сохранению БР, в частности, созданию единой глобальной сети охраняемых территорий.

В январе 1989 г. подписано соглашение между АН СССР и Национальной Академией США о совместных исследованиях по программе «Биологическое разнообразие»; первое рабочее совещание уже состоялось в Москве в сентябре того же года.

15 ноября 1989 г. на расширенном заседании Совета Всесоюзного ботанического общества единодушно принято обращение к Верховному Совету и Совету Министров СССР о необходимости эффективных мер по изучению и сохранению БР (Обращение . . ., 1990). В число необходимых мер входит и учреждение государственной межведомственной программы «Изучение и сохранение экологического разнообразия» с приоритетным финансированием. В «Обращении» подробно рассмотрено значение БР для биосферы и человеческого общества как ее части.

В январе 1990 г. в Москве проходил Глобальный форум по защите окружающей среды и развитию человечества в целях выживания. Председатель Верховного Совета СССР М. С. Горбачев в своем заключительном слове перед участниками форума уделил значительное внимание проблеме сохранения БР. Вне всякого сомнения, эта проблема будет в центре внимания не только биологов и экологов, но и всего общества и государства не только в ближайшее время, но и в предвидимом будущем.

Вместе с тем БР — одна из основополагающих фундаментальных проблем биологии и экологии прошлого, настоящего и предвидимого будущего. Наукам о жизни, как и прочим отраслям естествознания, свойственны две важнейшие онтологические функции: «центростремительная» и «центробежная». Сущность первой — обнаружить во всем изумительном (подчас пугающем!) многообразии явлений живой природы общие закономерности (систематизировать их) и затем, двигаясь от верхних структурных этажей, свести это многообразие к сочетанию действия минимального числа возможно более общих законов. На этой фазе чем выше разнообразие исходно учтенных феноменов, тем шире поле для применения «сравнительного метода» (эксперимент расширяет эти возможности).

Сущность «центробежной» функции — объяснить, исходя из ограниченного числа общих законов, все наблюдаемое многообразие явлений, в данном случае — БР. Если на первой — «центростремительной» — фазе классификации явления носят более внешний, феноменологический характер, на второй они становятся генетическими (в общем, широком понимании!) и приобретают прогностическую силу. Наглядный пример: периодическая система элементов Менделеева в ее исходном и в современном виде. Большой прогностической силой обладают и современные филогенетически обоснованные системы органического мира.

Особенность современного этапа (этапа надвигающегося экологического кризиса биосферы, вызванного неразумным, безоглядным хозяйствованием человека в век НТР) состоит в том, что к онтологической задаче выявления, систематизации и объяснения БР добавилась и приобрела огромное общественное, социально-политическое, экономическое и этическое звучание практическая задача — сохранить БР как одно из ключевых качеств биосферы, обеспечивающее ее устойчивость и стабильность. Научный подход к решению этой практической задачи предполагает, между прочим, усиление «центробежной» функции биологии и экологии (от которой «чистая теория» иногда отмахивается, проявляя «центростремительный» снобизм!), что невозможно и без дальнейшего («центростремительного») развития теории. Обе функции неразрывно связаны в здании современной биологии и экологии.

Было бы наивно представлять изучение БР как самостоятельную научную дисциплину, параллельную изучению структуры биоты и биосферы, их многоуровневой системной организации, наконец, их историческому объяснению, познанию законов их динамики и развития, без чего невозможен прогноз БР — неотъемлемый аспект каждого из названных направлений изучения биоты и биосферы.

Важность исторического объяснения многообразия биоты особенно велика потому, что то или иное биологическое явление, та или иная часть биоты (например, любое конкретное местное сочетание особей или популяций) никоим образом не являются прямым продуктом современных экологических условий, в которых существуют эти особи или популяции,— для формирования любой биоты необходимо, чтобы диаспоры соответствующих видов попали на данный участок территории и в ходе онтогенеза (на фоне конкуренции) развились во взрослые, конкурентоспособные организмы, — отстояли бы свое «место под солнцем»; необходимо, чтобы соответствующие виды сформировались в процессе длительной эволюции... В зависимости от разных исторических факторов (например, в условиях изоляций) при однотипном сочетании экологических условий может существовать совершенно разная биота. В то же время, даже самые архаичные реликтовые типы, чтобы удержаться в современной биоте при чуждых им климате и биотическом окружении, должны найти свою экологическую нишу в современных ландшафтно-климатических условиях.

Осознание международным сообществом сохранения БР как одной из стратегических задач и, в особенности принятие Конвенции о сохранении БР, будет означать очень важный «социальный заказ» наукам, изучающим различные формы БР, для фундаментального изучения биоты в самых разных аспектах, акцентируя в каждом из них и «центробежную функцию».

Мы должны обеспечить условия для продолжения естественного развития биоты и биосферы, продолжения эволюции, для естественной диверсификации жизни. Разумеется, в эволюции биосферы уже были периоды нарастания и резкого сокращения БР, нередко сопровождавшиеся сменой доминирующих филумов (Жерихин, 1978, 1979). Грозящая ныне биосфере катастрофа — потеря БР имеет другие — антропогенные — причины и происходит с небывалой дотоле скоростью. Вместе с тем, стараясь сохранить некоторые архаичные реликтовые таксоны, возможно обреченные на вымирание логикой эволюции самой биосферы, мы сталкиваемся с новой, очень тонкой этической проблемой. Еще более серьезные проблемы возникают в связи с генной инженерией — мощным вторжением человека в творчество живой природы, интродукцией в природные биоценозы видов из удаленных областей и т. д.

Неотложная практическая задача сохранения БР заставляет нас координировать и рационализировать свои усилия по его изучению. В полном своем объеме БР неисчерпаемо и неохватимо, даже если мы остановимся на уровне разнообразия особей (индивидуумов), их онтогенезов. Самое универсальное определение БР могло бы быть сформулировано так: сосуществование различных жизнепроявлений в рамках таксона (филума) или на данной территории, оцененное по числу вариантов, их взаимному различию (среднему, дисперсии), их количественному соотношению (частотам).

Ближе к задачам Конвенции другое определение БР: разнообразие организмов и их природных сочетаний (организмы — автономные единицы БР, носители других его форм).

Далее разнообразие организмов подразделяется на таксономическое (по их родству) и типологическое, или нефилетическое (по любым категориям признаков, не сводимым к родству, например, структурным, функциональным, экологическим, географическим и т. д.); таксономическое далее подразделяется по уровням на популяционно-генетическое, видовое, надвидовое (собственно филетическое). По территориальным уровням подразделяется и разнообразие природных сочетаний организмов (см. ниже).

Неотложность задачи сохранения БР диктует необходимость выбора некоторых основных сторон (аспектов) и форм БР (по возможности, коррелятивно связанных с остальными сторонами), на которых целесообразно базироваться при описании БР и, что особенно важно, при выборе первоочередных объектов охраны, оценке их как носителей БР. Этот минимум сторон и свойств БР должен определить структуру программы фундаментальных исследований БР как научной базы его сохранения.

Наконец при организации охраны БР мы должны базироваться на тех единицах структуры биоты и биосферы, которые обладают автономным жизнеобеспечением, способностью к неограниченно долгому самоподдержанию в условиях стабильной или умеренно флуктуирующей среды, способностью к эволюционной адаптации, и которые являются носителями всех остальных форм БР.

В проекте соответствующей статьи «Конвенции по сохранению БР», подготовленном Международным союзом охраны природы (МСОП), названы три уровня сохранения БР: 1) уровень генов и генотипов, определяющих генетическое разнообразие каждого вида (или популяции); 2) уровень вида (видовое разнообразие планеты или ее частей — стран, областей); 3) уровень экосистем (разнообразие экосистем, включая разнообразие экотопов, биотических сообществ и экологических процессов в биосфере). Первые два относятся к разным уровням структурированности биоты, третий — к структурированности биосферы как глобальной биокосной системы.

Задача сохранения отдельных генов (если не рассматривать эксперименты в области генной инженерии) — часть задачи по сохранению генотипов и генофондов, в которые включен данный ген. Сохранение конкретных генотипов как таковых (в рафинированной форме) возможно только при условии апомиктической репродукции или вегетативного размножения, либо с помощью экспериментальных методов, например, размножения в виде чистых линий.

Важными объектами охраны являются виды, представленные в природе конкретными географическими и экологическими расами, а в их пределах — популяциями. Виды принято считать основными объектами охраны БР, вероятно, исходя из допущения, что, если удастся сохранить (в ботаническом саду или вольере) хотя бы две разнополые особи данного вида (у обоеполых автофертильных видов растений — хотя бы одну), мы сможем путем их репродукции восполнить ущерб, нанесенный природным популяциям данного вида. С точки зрения современной биологии, это допущение несостоятельно (за исключением разве что многих внутренне единообразных апомиктических микровидов). Поэтому любая консервация ex situ имеет характер аварийной меры и никоим образом не заменяет обеспечения воспроизводства природных популяций in situ — как компонентов природных биоценозов и экосистем. Кроме того, виды в природе, в отличие от гербариев и музеев, не подобраны по их таксономической принадлежности, т. е. по их предполагаемому родству. Обыкновенно как раз представители контрастных, удаленных систематических групп, функционально и структурно взаимодополняя друг друга, образуют биоценозы и более крупные территориально-функциональные выделы биоты как функциональные биотические ядра экосистем соответствующего ранга (известно, что экосистема, в отличие от геосистемы, — биоцентрическое понятие).

Отсюда основным девизом сохранения БР должно стать сохранение многообразия природных популяций каждого вида как компонентов природных экосистем. Следовательно, программа в целом должна быть направлена на изучение и сохранение экологического и биотического многообразия природных экосистем (как систем экотопов и их биотических сообществ). Поскольку само понятие «экосистема» — безранговое (вся биосфера — также экосистема высшего иерархического уровня), а многие элементарные экосистемы с их биотическим комплексом включены в сукцессионные ряды и по своей природе обречены смениться климаксными экосистемами, основными единицами сбережения БР в общем случае целесообразно считать достаточно крупные и сложные экосистемы. Они должны быть соизмеримы по протяженности с целостными ландшафтами (как системами «конкретной биоты» и ее абиотической среды), где основные экотопы и их элементарные сообщества представлены в значительной повторности и где обеспечено постоянство поддержания всех сукцессионных рядов и их стадий.

Какие же аспекты и формы БР мы должны, как минимум, включить в программу его изучения?

Если строго следовать схеме структурированности биоты по основным уровням ее организации, то мы должны были бы говорить о БР на молекулярном, субклеточном, клеточном уровнях, на уровне ткани, органа, организма, популяции, вида, многовидовых систем (сообществ, флор, фаун, биот). Такой подход теоретически был бы вполне оправдан. Но ориентированность данной программы фундаментальных исследований на научное обеспечение практической задачи сохранения БР заставляет нас по-иному расставить акценты и ориентироваться прежде всего на рассмотренные выше самоподдерживающиеся единицы обеспечения БР, остальные же формы и аспекты БР использовать для характеристики этих единиц.

Как уже сказано, объектом изучения (выявления, оценки) БР могут служить множества видов, выделенные по признаку родства (крупные надвидовые таксоны, филумы) или по признаку территориальной общности и(или) взаимодействия (назовем их биохорологическими единицами, которые чаще всего являются и функционально-хорологическими). БР таксонов (филумов) оценивается по числу и контрастности подчиненных таксонов, прежде всего видов (разнообразие вида — по числу и относительным различиям составляющих его популяций). Так, БР семейства оценивается по числу и контрастности родов и видов. БР биохорологических единиц оценивается как по числу и контрастности таксонов (прежде всего видов, но также и надвидовых таксонов, филумов), так и по числу и контрастности входящих в их состав (подчиненных) биохорологических единиц. Так, БР флористической области — по числу и контрастности флор провинций.

Выше уже говорилось, что разнообразие биологических единиц (а не биохорологических) подразделяется на таксономическое и типологическое разнообразие. Центральный уровень таксономического разнообразия — уровень вида (это может быть политипический вид, хотя для сравнительно-географических сопоставлений флор и фаун основной единицей нередко служит большая географическая раса, или подвид); подчиненный ему популяционно-генетический уровень в свою очередь подразделяется на подуровни популяций разного ранга, генотипов, генов; выше видового — уровень надвидовых таксонов или филумов (вплоть до царств). Уровень гена может быть полезен при оценке популяций как генофондов в духе синтетической теории эволюции (СТЭ), хотя подобный подход (в утрированной, чистой форме) встречает в последнее время справедливую критику (Медников, 1987). Наряду с разнообразием генотипов приходится иметь дело с разнообразием фенотипов (индивидуумов), хотя применительно к большинству таксонов изучение разнообразия индивидуальных фенотипов нереализуемо практически; однако типизация модификационной изменчивости (например, поливариантности формирования биоморф, поливариантности онтогенеза у растений) — вполне реальная и актуальная задача.

Уровень крупных таксонов чрезвычайно важен при оценке реального таксономического разнообразия филумов, включая определение их «коллективных» пределов толерантности, зон оптимума, «суммарных экониш» и т. д. Филумы представляют собой как бы «ретроспективные системы», отражение крупных ветвей или русел эволюционных потоков. Филетический анализ биоты затруднен явлениями парафилии, но также и явлением «сборных филумов», отражающих, скорее, уровень организации, чем реальное единство происхождения, а также «сетчатой эволюцией» (гибридогенезом).

Спектр категорий типологического (не филетического) разнообразия особей, популяций, видов и вышестоящих таксонов в принципе может быть неограниченно широк и обычно задается целью исследования. Некоторые типологические признаки могут быть таксоноспецифичными, но, как правило, они независимо проявляются у неродственных таксонов; особый и широко распространенный случай — явление гомологической изменчивости. Примером типологического разнообразия флоры может быть разнообразие в ней типов ареалов, экологических типов (по конкретным факторам), а также таких сложных комплексов признаков, как жизненные формы, типы метаболизма, жизненные стратегии, фитоценотипы и т. д. Сюда могут быть подключены и признаки структуры, выявленные на молекулярном, субклеточном и клеточном, тканевом уровнях и т. д. (в этом и заключается прагматизм подхода, о котором сказано выше).

Для учета биохорологического разнообразия биоты (по числу и контрастности соподчиненных биохорологических единиц того или иного ранга) важно выявить опорные уровни оценки ее территориального разнообразия. Таких уровней существует немало, но узловыми, по-видимому, являются уровни сообщества, ландшафта (конкретной флоры, фауны, биоты), вышестоящих единиц биогеографического районирования.

Естественность уровня сообщества и уровня биоты ландшафта (элементарной региональной флоры, биоты) подтверждается феноменом «ареала-минимума» — стабилизацией числа видов при расширении обследуемой территории по достижении определенной пороговой площади, часто намного меньшей площади всего контура. В случае сообщества это объясняется экологической однородностью контура, в случае элементарной флоры — ограниченным разнообразием фаций (экотопов, сообществ) в пределах данного ландшафта.

В современную флористику, фаунистику, биогеографию все более проникает осознание того, что подобные естественные выделы биоты представляют собой конкурентные системы местных популяций сообитающих видов (Юрцев, 1982, 1987а, б) и что они вместе с абиотической средой населяемой ими территории представляют крупные экосистемы (Юрцев, 1982, 1984).

Каким же наукам должна принадлежать лидирующая роль при изучении БР в рамках программы фундаментальных исследований, нацеленных на сохранение БР? Я уже говорил о том, что все разделы биологии (и ботаники как ее части) имеют прямое отношение к изучению БР. Однако роль координаторов и организаторов исследований, а также функцию обобщения и интерпретации данных всего биологического и экологического комплексов дисциплин могут исполнять две науки: 1) современная систематика (систематическая биология), изучающая таксономическое разнообразие биоты с использованием комплекса данных всех остальных разделов биологии и с четкой целью построения естественной филогенетически обоснованной системы органического мира;

2) биохорологический комплекс (континуум) наук о живом покрове Земли, включающий биогеографию, общую экологию, синэкологию, сравнительную флористику и фаунистику; этот комплекс дисциплин также призван обобщить данные всех остальных разделов биологии и смежных наук (физической географии, почвоведения, климатологии, палеогеографии и т. д.) с точки зрения синтеза современных знаний о биосфере и биотическом покрове Земли, их БР.

Между двумя этими «синдикатами» наук о БР необходимо (и постепенно начинает устанавливаться) тесное взаимодействие. Однако, если говорить о разработке теоретического фундамента сохранения БР, приоритет, безусловно, принадлежит комплексу экологических и биохорологических разделов биологии, поскольку единственно действенный путь к сохранению БР в любых его формах (прежде всего к охране популяционно-видового разнообразия биоты, условий для обеспечения ее эволюции и адаптаций) лежит через сохранение биосферы и всей образующей ее функционально-территориальной иерархии экосистем. Компонентами последних и являются природные популяции всех видов растений и животных.

Необходимо при этом сознавать, что на фоне постоянных флуктуаций гидротермических параметров климата разной длительности и амплитуды, а также на фоне его направленных изменений, в первую очередь антропогенных, состав, строение и биогеохимическая работа сообществ и экосистем (включая зональные, фоновые), а также сама сочетаемость видов непрерывно и существенно меняются. Едва ли реалистично ставить задачу восстановления былых состояний сообществ, экосистем, живого покрова. Ключевой подход к сохранению БР — сохранение разнообразия местоположений и разнообразия жизнеспособных, способных к дальнейшей эволюционной адаптации и миграциям популяций. Если местоположения (формы рельефа с учетом литологического состава) обладают «жесткой» устойчивостью, то популяции — «упругой» (способностью перестраивать свою экотопологическую и географическую структуру, а соответственно и генотипическую).

Особое место в биохорологическом и экологическом цикле наук принадлежит науке о природных флорах (сравнительной флористике, флористической географии растений как разделам ботанической географии, или геоботаники в широком понимании). Это связано с тем, что ботаническая география имеет дело с системами прикрепленных автотрофных организмов, образующими функциональное ядро экосистем различного иерархического уровня и зримо маркирующими их глобальную, региональную и локальную (экотопологическую) дифференциацию. Это наука о биохорологическом разнообразии растительного покрова. Прежде всего она имеет дело с видовым разнообразием растительного покрова Земли, но, в отличие от филогенетической систематики, она привязывает каждый вид к конкретным биохориям, экосистемам, биоценозам, определяя тем самым его планетарную систему экониш (распределенную в пространстве, времени и по градиенту условий долю вида в круговороте вещества и потоке энергии: Юрцев, 1987б).

Проецируя каждый вид на сеть биохорий, экотопов и биоценозов, им освоенных, наука о флоре, ориентируясь на доступные демографические показатели, тем самым намечает абрис территориальной иерархии популяций видов, вскрывая его популяционное разнообразие и тем самым облегчая выбор объектов (моделей) для специальных популяционно-генетических и популяционно-экологических исследований. При этом чем резче различия в наборе видов соседних фитохорий или соседних экотопов, тем сильнее должна быть дифференцирована среда, и тем контрастней географическая и экотипическая дифференциация популяций вида, освоившего данный спектр контрастных фитохорий и экотопов. Вместе с тем видовой и популяционный (внутривидовой) викаризм при занятии однотипных экониш в разных типах сообществ представляют два противоположных модуса освоения флорой спектра экотопов и экониш в их пределах; соотношение этих модусов является одной из важных характеристик флорогенеза и филоценогенеза в разных биогеографических областях. Для бедных биот, существующих в экстремальных условиях, характерен популяционный викаризм, освоение одним видом различных экотопов.

Видовое разнообразие сообществ (парциальных флор микроэкотопов) изучает своими специфическими методами фитоценология (синэкология), рассматривающая сообщество не только как систему популяций, но и как закономерную совокупность систем взаимодействующих особей.

Молодая ветвь сравнительной флористики — экотопологическая флористика — имеет дело с парциальными флорами более крупных, но также экологически и флористически своеобразных подразделений ландшафта (рангов урочища и местности), рассматривая их также как системы популяций. Этот подход распространяется и на региональные флоры, составляющие, как уже говорилось, автотрофный блок экосистем регионального уровня — как биохорологических единиц первостепенной важности с точки зрения задачи обеспечения охраны БР.

В целом же именно сравнительная флористика и собственно геоботаника (как части ботанической географии) с помощью районирования растительного покрова и картирования растительности в разных масштабах способны заложить фундамент ведения государственного кадастра БР посредством выявления эколого-географической структуры БР, закономерностей повышения БР с расширением обследуемой площади, конкретной привязкой единиц разнообразия (популяций, видов, сообществ) к иерархии экологических и биохорологических выделов. Среди них узловое значение на стыке топологического (внутриландшафтного) и регионального уровней принадлежит элементарной, или конкретной, флоре как элементарному естественному выделу регионального уровня; близкой единицей, работающей и в условиях флористического континуума, является локальная флора (флора окрестностей географического пункта, проба флористической ситуации в нем). Есть и другие, альтернативные единицы — флора малого речного бассейна, ареал сукцессионной системы и др. (Теоретические и методические проблемы. . ., 1987).

Следует отметить, что именно отечественная школа сравнительной флористики (школа А. И. Толмачева) наиболее детально разработала подходы к выявлению элементарных региональных флористических выделов и их подразделений внутриландшафтного уровня (парциальных флор).

Мощным инструментом анализа БР, разработанным в недрах сравнительной флористики, являются современные методы количественного и качественного анализа флоры — таксономического и типологического, соответственно двум вышерассмотренным типам БР (Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, Камелин, 1987). Особенно безграничны возможности типологического анализа флоры, которому, впрочем, могут подвергаться не только флоры как полные территориальные совокупности видов, но и любой сколько-нибудь крупный таксон в пределах данной флоры; в анализ флоры могут быть включены самые современные данные о видах, например об их адаптивных и конституциональных типах, их стратегиях (общих, репродуктивных), их типах метаболизма, кариотипах и т. п. Тем самым представление о видах как неких абстрактных единицах таксономического разнообразия наполняется полнокровным и разносторонним биологическим и экологическим содержанием, которое может быть точно адресовано конкретным ценотическим, таксономическим, географическим группам видов или конкретным географическим популяциям.

Центральным вопросом в области накопления и целенаправленной мобилизации типологической информации о видах и конкретных популяциях является создание баз данных и общего банка данных при центральном блоке программы «БР» «эколого-географическая структура БР» (подблоки: ландшафтный уровень, региональный синтез, глобальный синтез). Компьютеризация, создание общесоюзной и международной компьютерных сетей открывают невиданные дотоле перспективы в этой области — персективы междисциплинарного синтеза и взаимообогащения наук о биоте.

Можно надеяться, что реализация государственной и международной программ БР создаст материально-техническую и идейно-методологическую основу для консолидации экологии и биогеографии в единую науку о биосфере — науку нового типа, позволит подняться науке о биоте Земли на новый уровень междисциплинарного синтеза.

Данные об эколого-географической структуре БР должны быть положены и в основу создания единой системы охраняемых территорий любого статуса, к которой необходимо подключить и неистощительно, рационально используемые участки природного растительного покрова. Только так может быть обеспечена достаточная плотность сети охраняемых территорий, которая исключила бы их биологическую изоляцию, обеспечила бы возможность миграций и генетического обмена как необходимых предпосылок продолжения естественной эволюции биоты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (Трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. — *Жерихин В. В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113—132. — *Медников Б. М.* Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. 1987. Т. 68, № 1. С. 15—26. — *Обращение* Всесоюзного ботанического общества к Верховному Совету СССР и Совету Министров СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 289—292. — *Теоретические* и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. 292 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Флоры и наземные экосистемы // Современные проблемы географии экосистем. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. М., 1984. С. 33—35. — *Юрцев Б. А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 3—28. — *Юрцев Б. А.* Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 5. С. 581—588. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 242—266. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706—1718.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1990.

SUMMARY

The threat of the loss of biological diversity (BD) has forced the international community to realize the need for a longterm system of measures for the conservation of BD. An international Convention on the conservation of BD, supposed to be adopted in 1992, will provide a «social order» to sciences on BD, first of all to the systematic biology, biogeography, floristics, geobotany, synecology. The most universal approach to conserving BD is to preserve natural integral territorial-functional complexes of the species (those of biotic communities, of landscapes, of phytochoria of different ranks), capable of continuous self-reproduction and evolutionary adaptation to a changing environment. The inventory, monitoring and conservation of BD should be based on the fundamental knowledge of its ecological-geographical structure. It has been shown, that it was the national school in comparative floristics («A. I. Tolmachev's school») that had developed the approaches to the recognition and analysis of basic elements in the ecological-geographical structure of BD of plant cover, including the methods of analysis of taxonomical and typological diversity of any biotic units.

УДК 581.14 : 581.481 : 575.12

© 1991 г.

О. А. Хведынич

ЭМБРИОГЕНЕЗ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ ПШЕНИЦЫ С РОЖЬЮ

O. A. KHVEDYNICH. EMBRYOGENESIS IN CROSSING OF WHEAT AND RYE

Проведено исследование развития гибридных зародышей при скрещивании озимой пшеницы Мироновская 808 с озимой рожью Чулпан. Установлено, что наряду с нормальным развитием большое количество зародышей развивается аномально: происходит нарушение органогенеза или он полностью отсутствует, вследствие чего развитие зародышей останавливается на этапах гистогенеза. Нарушения в органогенезе выражается в недоразвитии колеоризной части щитка, в отсутствии корней, в разрастании щитка и его искривлении, в изменении угла расположения осевых органов. У некоторых гибридных зародышей нарушение органогенеза сопровождается образованием нетипичных по морфологии органов и зародыша в целом. Остановка развития зародышей на стадии гистогенеза происходит по достижении ими грушевидной формы или на начальных этапах формирования щитка, когда у зародышей возникает небольшая асимметрия.

Известно, что в подавляющем большинстве отдаленных комбинаций скрещивания злаков развитие гибридных зерновок протекает с нарушениями, степень которых может быть различной: от небольшого отставания в темпах по сравнению с негибридными зерновками до полного прекращения их развития. Самые ранние нарушения в формировании гибридных зародышей наблюдаются при первых делениях зиготы, которые либо вообще не происходят, либо связаны с аномальными митозами: не формируется ахроматиновое веретено, появляются отстающие хромосомы или их фрагменты, из которых впоследствии формируются микроядра (Поддубная-Арнольди, 1939; Канделаки, 1969; Хведынич, 1972; Bareley, 1975; Shigenoba, Sakamoto, 1977; Fedak, 1977).

Вместе с нарушениями в митозах в гибридных зародышах обнаружены отклонения в формировании клеточных оболочек (Банникова, Хведынич, 1975). Гибридные зародыши, в которых не происходили нарушения в митозах или заложении клеточных оболочек на ранних стадиях, развивались в более многоклеточные образования. Однако и они часто останавливались в росте, не приступив к дифференциации (Ивановская, 1958; Банникова, 1963).

Наряду со значительными нарушениями в некоторых комбинациях скрещиваний развитие гибридных зародышей на ранних стадиях происходит с небольшими изменениями, которые затрагивают в основном последовательность деления бластомеров, или проявляются в единичных нарушениях митозов (Батыгина, 1974). Во многих комбинациях скрещиваний отмечается нормальное, не отличающееся от родительских форм прохождение ранних стадий развития зародыша (Kihara, Nishiyama, 1932; Boyes, Thompson, 1937; Cooper, Brink, 1944; Ивановская, 1958, 1965, 1968; Худяк, 1963; Канделаки, 1969, и др.).

Существенные нарушения формирования гибридных зародышей происходят в период видимой морфологической дифференциации, когда в зародышах начинается формирование органов, в результате чего развиваются разные по форме и размеру и аномальные по структуре зародыши. Эти нарушения могут проявляться в массовых аномалиях митозов или изменении темпов деления клеток в различных частях зародыша, что приводит к искажению формы зародышей и их отдельных органов (Ивановская, 1958; Худяк, 1963; Батыгина, 1974).

Таким образом, аномалии, обнаруживаемые в развитии гибридных зародышей, характеризуются остановкой их роста на ранних этапах или, что встречается чаще, отсутствием нормальной дифференциации их органов. В ряде случаев гибридные зародыши по морфологии бывают сходны с негибридными.

В задачу данной работы входило исследовать развитие зародыша в частично совместимой комбинации скрещивания озимой пшеницы Мироновская 808 с озимой рожью Чулпан.

Материал и методика

Скрещивание озимой пшеницы Мироновская 808 с озимой рожью Чулпан проводили в полевых условиях, опыляли твел-методом. Материал фиксировали по С. Г. Навашину через 1, 2, 3, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 14, 16, 20, 22, 24, 25, 30 суток после опыления, обрабатывали по общеизвестной цитологической методике. Препараты окрашивали галлоцианин-хромовыми квасцами.

Результаты и обсуждение

Исследование материала показало, что в 5 % случаев гибридные зародыши развиваются нормально, в результате чего образуются гибридные зерновки. Развитие таких зародышей не отличается от негибридных. Через 3 сут после опыления в зародыше хорошо просматриваются ярусы апикальной, средней и базальной зон; зародыш плотно прилегает к эндосперму. Через 4 сут зародыш приобретает грушевидную форму, в нем резко различаются апикальная и базальная части. Клетки базальной части более вакуолизированы, тогда как клетки апикальной и средней зон заполнены густой цитоплазмой. В это время в зародыше появляются черты асимметрии. Вследствие неравномерного увеличения количества клеток апикальная часть зародыша, обращенная к эндосперму, становится более округлой, а сторона зародыша, обращенная к семенной кожуре, — более плоской. Через 8 сут после опыления на плоской стороне зародыша образуется неглубокая впадина, которая делит зародыш на апикальную зону и зону образования осевых органов (рис. 1, *а*). Поскольку деление клеток наиболее быстро протекает в зоне, обращенной к эндосперму, то происходит односторонний рост части апикального района зародыша и он превращается в щиток, затем формируются другие органы зародыша. Через 25 сут зародыш вполне сформирован и имеет типичное строение (рис. 1, *б*).

Довольно часто гибридные зародыши отстают в своем развитии от негибридных. На ранних стадиях это отставание в темпах развития не очень большое, но на более поздних этапах оно становится значительным. Так, некоторые 4-суточные зародыши имеют вид 3-суточных: у них хорошо различаются ярусы клеток. 6-суточные зародыши внешне похожи на 4-суточные: у них наблюдается небольшая асимметрия, но они отличаются по числу клеток, которое значительно меньше, чем у негибридных или нормально развивающихся гибридных зародышей. 9-суточные зародыши в ряде случаев тоже были сходны с 4-суточными. Вполне возможно, что такие гибридные зародыши развиваются и дальше, но с большим отставанием в темпах и размерах. Примером этому могут служить зародыши, которые наблюдаются в зерновках через 22 сут после опыления (рис. 1, *в*). Эти зародыши явно отстают от негибридных и сходны с 10—12-суточными зародышами. У них нормально дифференцируется апикальная часть, в хорошо развитом щитке просматривается проваскулярный

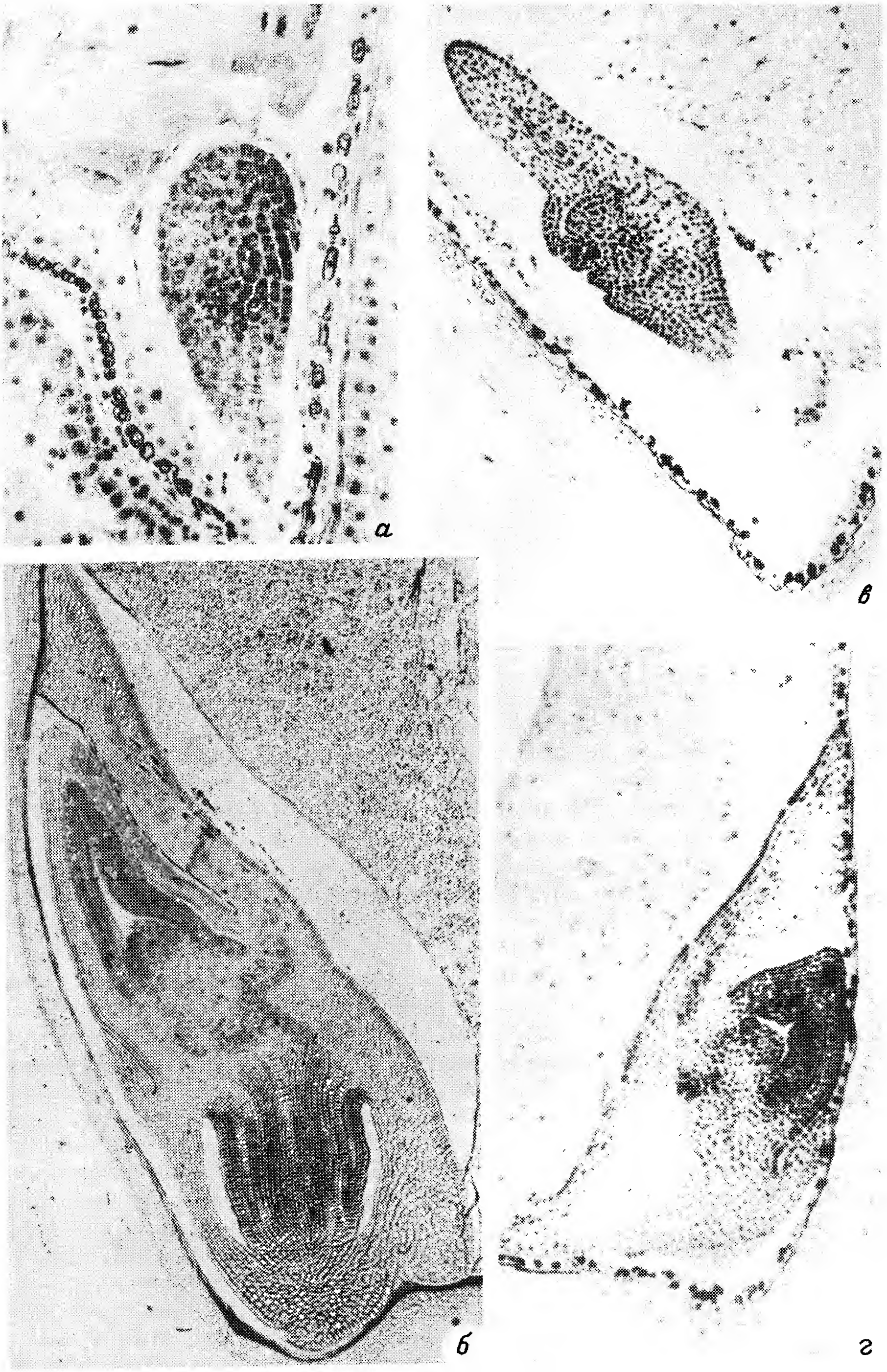


Рис. 1. Гибридные зародыши комбинации скрещивания пшеница×рожь.

а — 8, *б* — 25, *в* — 22, *г* — 16 суток после опыления.

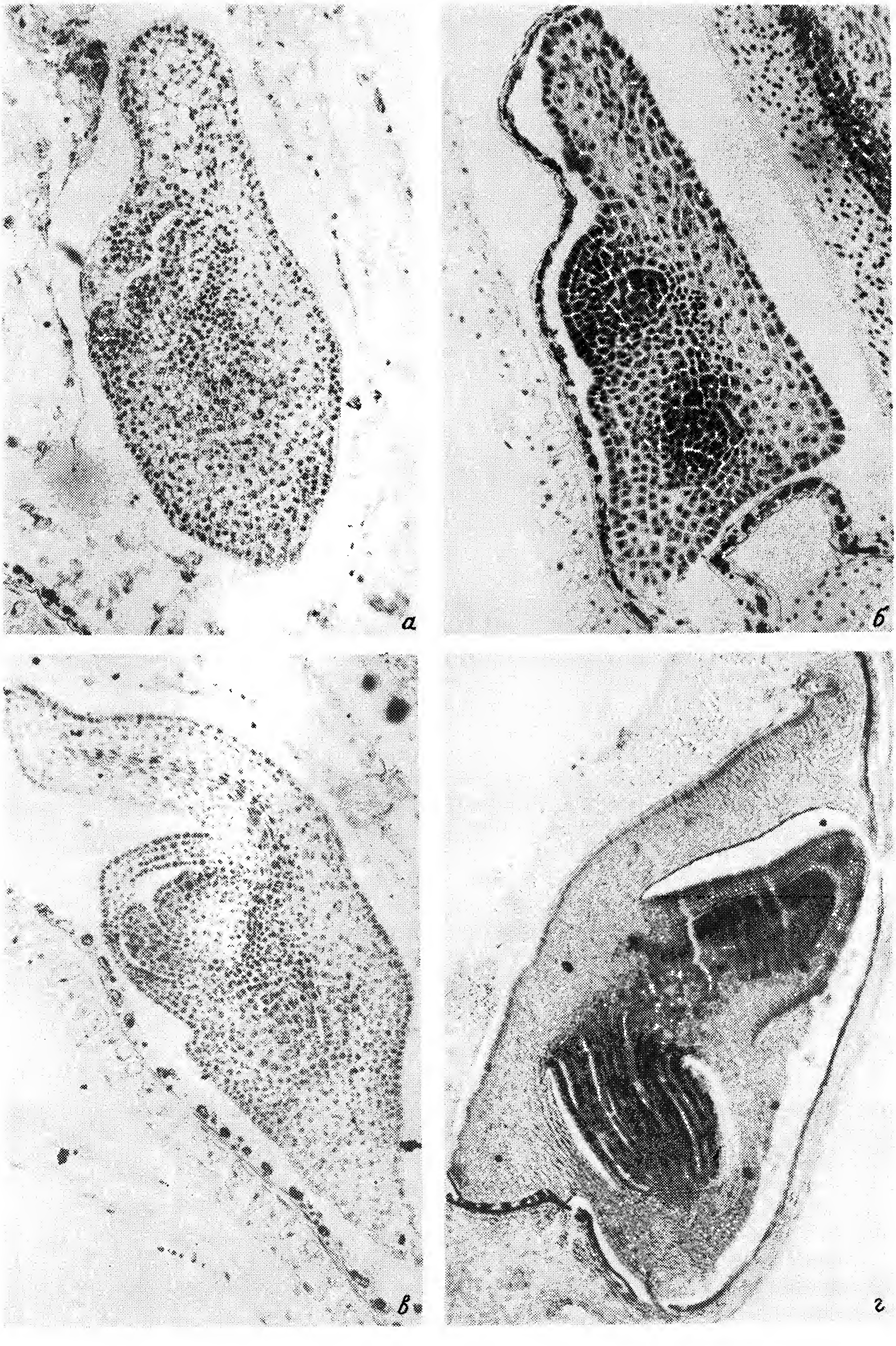


Рис. 2. Аномальные гибридные зародыши комбинации скрещивания пшеница×рожь.

а—в — 14, *г* — 25 суток после опыления.

тяж, развивается колеоптиль, формируется точка роста, обособляется эпибласт. Колеоризная часть зародыша усечена и формирование корня не наблюдается. Зародыши, в которых недоразвивается колеоризная часть щитка и колеориза и не формируются корни, обнаруживаются и в 16-суточных зерновках (рис. 1, *г*), хотя остальные органы зародыша развиваются сходно с негибридными. Можно предположить, что недоразвитие базальной части зародыша на ранней стадии приводит к ее дальнейшей депрессии, что вызывает нарушение в органогенезе. Следует обратить внимание на размеры зародышей: 16-суточный зародыш больше 22-суточного, это свидетельствует о том, что некоторые гибридные зародыши могут приступать к дифференциации, имея меньшие размеры, а, возможно, и меньшее количество клеток, чем другие гибридные зародыши и тем более негибридные.

Иногда у гибридных зародышей нарушение органогенеза сопровождается образованием нетипичных по морфологии органов и зародыша в целом. Наблюдались 14-суточные зародыши (рис. 2, *а*), у которых в базальной части отсутствует колеоризный выступ щитка, эпибласт не образуется. Дифференциация корня начинается, но останавливается, возможно, на делении его инициалей. Все клетки зародыша сильно вакуолизированы. Следует отметить, что подобные зародыши формируются при наличии дегенерирующего эндосперма.

Редко зародыши развиваются без завершения развития эндосперма, который, по-видимому, очень рано дегенерирует. Возможно также, что эндосперм совсем не образуется, поскольку полости зародышевых мешков к этому времени были пустые. Вместе с тем наблюдается интенсивное развитие хлорофиллоносного слоя, который образует петли и извилины и примыкает к поверхности зародыша. Эти зародыши по размерам подобны описанным выше, но более дифференцированы (рис. 2, *б*). Щиток имеет базальный колеоризный выступ, клетки его крупнее клеток колеоризы и других органов, точка роста и колеоптиль состоят из мелких меристематических клеток, корень отделяется от колеоризы полостью, хотя еще не окончательно дифференцирован. Формируется эпибласт. Клетки зародыша заполнены густой цитоплазмой. Характерной особенностью таких зародышей является то, что вся их поверхность покрыта клетками типа всасывающего эпителия щитка, который обычно образуется только на внешней стороне щитка, обращенной к эндосперму.

Наблюдались зародыши с незначительным нарушением органогенеза: происходит небольшое разрастание щитка и его искривление (рис. 2, *в*), иногда у таких зародышей замедляется формирование корня. Апикальная часть щитка при его разрастании, дорастает до семенной кожуры и поворачивает в обратную сторону (рис. 2, *г*). Помимо этого у некоторых зародышей меняется угол расположения осевых органов (главного корня и почечки), он становится более острым и несколько напоминает положение этих органов в трибе *Oryzeae* (Яковлев, 1950).

В ряде случаев в этой комбинации скрещивания зародыши дегенерируют, не приступая к органогенезу. Через 8 сут после опыления некоторые зародыши имеют вид недифференцированных овальных образований, состоящих из однородных клеток с вакуолизированной цитоплазмой (рис. 3, *а*). Многие зародыши дегенерируют на начальных стадиях дифференциации (рис. 3, *б*), ядра их становятся пикнотическими, клетки содержат очень мало цитоплазмы.

Некоторые зародыши остаются грушевидными и через 14 суток после опыления (рис. 3, *в*), клетки их сильно вакуолизируются и округляются, эмбриодерма не выявляется. Оболочки клеток центральной части зародыша, по-видимому, изменяют свой химический состав, они становятся более плотными. В других грушевидных зародышах центральную часть составляют клетки меристематического характера, более мелкие по сравнению с окружающими периферическими клетками; по-видимому, начинается дифференциация точки

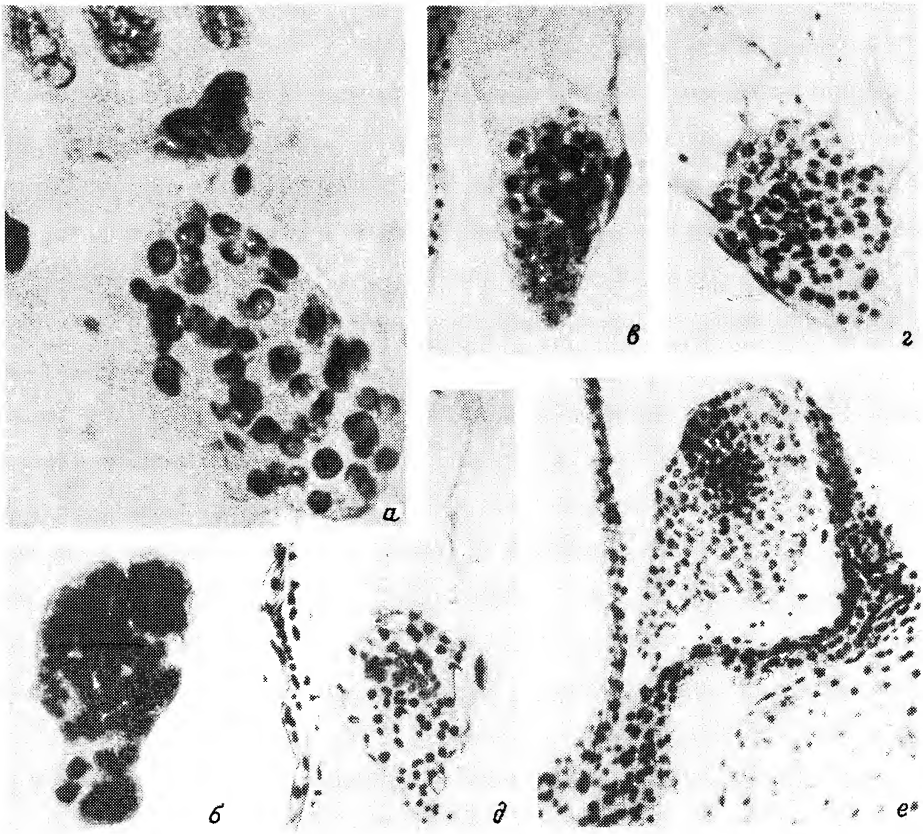


Рис. 3. Нарушения развития гибридных зародышей комбинации скрещивания пшеница×рожь.
а — 8, *б* — 12, *в*—*е* — 14 суток после опыления.

роста (рис. 3, *г*, *д*). Иногда наблюдаются более дифференцированные зародыши, асимметричные по форме (рис. 3, *е*). В отдельных клетках центральной части таких зародышей еще происходят митозы, тогда как в большинстве клеток ядра пикнотические, основной объем клетки занимают вакуоли.

Таким образом, в комбинации скрещивания пшеница×рожь наряду с нормальным эмбриогенезом происходят различные нарушения этого процесса. Одни из них несущественные, приводящие только к отставанию в развитии, тогда как другие весьма существенные, вызывающие недоразвитие отдельных органов или гибель зародышей вследствие отсутствия их дифференциации; развитие этих зародышей останавливается на этапах гистогенеза.

Нарушения развития гибридных зародышей, в том числе и злаков, широко известны в литературе, причины их обсуждаются. Большинство исследователей поддерживает гипотезу (Thompson, Cameron, 1928) о решающей роли эндосперма в нормальном развитии зерновки. Как известно, во многих комбинациях скрещивания аномалии в эндосперме появляются очень рано и эндосперм дегенерирует, что является первопричиной гибели зародышей. В исследуемой нами комбинации скрещивания в разных зерновках нарушения в эндосперме различались от незначительных до очень сильных, приводящих к его гибели. Анализ корреляции в развитии зародыш—эндосперм показывает, что здесь нет прямой связи. Нами наблюдались отстающие в развитии зародыши при хорошо развитом эндосперме, у некоторых из этих зародышей даже происходило нарушение органогенеза. В то же время наблюдались зародыши, которые развивались без эндосперма, возможно, вследствие его ранней дегенерации, но и у этих зародышей происходила дифференциация органов, хотя и не полная.

Обнаруженные нами случаи развития зародышей без участия или частичного участия эндосперма не являются новыми. Безэндоспермные зерновки с хорошо развитым зародышем наблюдались в комбинации скрещивания твердой пшеницы с элимусом (Ивановская, 1958); тогда автор предположила, что весь эндосперм был поглощен зародышем в процессе развития. Вместе с тем наличие зерновок с хорошо дифференцированным зародышем в присутствии дисковидного эндосперма, окруженного со всех сторон алейроновым слоем, препятствующим поступлению питательных веществ в зародыш, и поэтому не имеющего никаких следов ферментативного распада (Ивановская, 1965), приводит к выводу о том, что зародыш может дифференцироваться без поглощения даже какой-либо части эндосперма, не находясь, таким образом, в сильной зависимости от него. Аналогичные данные приводятся для комбинации скрещивания твердая пшеница×рожь (Худяк, 1963). На основании этого можно предположить, что в безэндоспермных зрелых зерновках эндосперма было или очень мало, или он не формировался вообще. По-видимому, питание к зародышу в таких зерновках поступает не из эндосперма, а непосредственно из тканей семяпочки, и большую роль в этом играет хлорофиллоносный слой. По мнению В. Г. Александрова (1954), хлорофилловые зерна в клетках этого слоя, вследствие большой глубины залегания, не осуществляют фотосинтеза, а являются транзиторным аппаратом, способствующим продвижению питательных веществ из перикарпия в эндосперм. Отмечалось, что хлорофиллоносный слой в гибридных зерновках в отличие от негибридных довольно часто разрастается, опережая рост соседних тканей семяпочки, вследствие чего он в виде петель вдается в полость зародышевого мешка, особенно в его микропилярной зоне. Наиболее интенсивно разрастание хлорофиллоносного слоя совпадает с моментом начала дифференциации зародыша (Худяк, 1963).

Таким образом, можно прийти к заключению, что иногда в гибридных зерновках обычный путь питания зародыша, с помощью эндосперма, заменяется другим — непосредственно из материнских тканей. В этих случаях, как видно из наших данных, зародыш тоже претерпевает некоторые преобразования в своем развитии, в частности, клетки типа всасывающего эпителия образуются по всей его поверхности, а не только на щитке, что, очевидно, является своего рода приспособлением к поглощению питательных веществ.

Представляют интерес локальные нарушения эмбриогенеза: недоразвитие колеоризной части щитка, колеоризы и корней. Аналогичные нарушения отмечались ранее в гибридных зерновках *Secale cereale*×*Agropyron glaucum* (Ивановская, 1983). Автор полагает, что эти нарушения связаны с дефектами дифференцировки в определенных клетках, образующих органы, и начинаются они на ранних стадиях развития. Наши данные подтверждают это положение, поскольку, как отмечалось выше, в гибридных зерновках наблюдались зародыши на глобулярной стадии с недоразвитой базальной зоной.

Следует отметить, что несмотря на различные объяснения тех или иных нарушений гибридных зародышей, разнообразие их именно в одной комбинации скрещивания пока не расшифровано и требует дальнейших исследований. Необходим также более детальный анализ отдельных нарушений развития гибридных зародышей, что позволит глубже понять закономерности эмбриогенеза в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г. Анатомия растений. М.; Л.: Советская наука, 1954. 508 с. — *Банникова В. П.* Цитоэмбриология отдаленных гибридов. Эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи // Укр. ботан. журн. 1963. Т. 20, № 1. С. 3—13. — *Банникова В. П., Хведынич О. А.* Развитие зародыша при гибридизации ячменя с рожью // Бот. журн. 1975. Т. 59, № 1. С. 97—101. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Ивановская Е. В.* Строение пшенично-элимусных зародышей // Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 130—143. — *Ивановская Е. В.* К онтогенетике алейронового слоя зерновок пшеницы и ее гибридов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1965. № 6. С. 848—851. — *Ивановская Е. В.* Дифференциация и взаимоотношение тканей в молодых завязях пшеницы *Triticum durum*, опыленных пыльцой *Elymus arenarius* // Бюл. Гл. Ботан. сада АН СССР. 1968. № 70. С. 34—38. — *Ивановская Е. В.* Цитоэмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.: Изд-во МГУ, 1983. 140 с. — *Канделаки Г. В.* Отдаленная гибридизация и ее закономерности. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 104 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* О скрещивании между видами *Triticum* и *Elymus* // Докл. АН СССР. 1939. Т. 24, № 5. С. 380—383. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1972. 24 с. — *Худяк М. И.* Эндосперм покрытосеменных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 184 с. — *Яковлев М. С.* Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. Ботан. Ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Т. 1. Сер. 7. С. 121—218. — *Bareley J. R.* High frequences of haploid production on wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination // Nature. 1975. Vol. 256, N 5561. P. 410—411. — *Boyes J. W., Thompson W. P.* The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals // J. Genetics. 1937. Vol. 34, N 2. P. 203—227. — *Cooper D. C., Brink R. A.* Collapse of seed following the mating of *Hordeum jubatum*×*Secale cereale* // Genetics. 1944. Vol. 29, N 4. P. 370—401. — *Fedak G.* Haploids from barley×rye crosses // Can. J. Genet. Cytol. 1977. Vol. 19, N 1. P. 15—19. — *Kihara H., Nishiyama J.* Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena* // Japan. J. Bot. 1932. Vol. 6, N 2. P. 245—305. — *Shigenoba T., Sakamoto S.* Production of polygaploid plant of *Aegelopsis* cross (6×) polinated *Hordeum bulbosum* // Jap. J. Genet. 1977. Vol. 52, N 5. P. 397—401. — *Thompson W. P., Cameron D. R.* Chromosome numbers in functioning germ cells of species hybrids in wheat // Genetics. 1928. Vol. 13, N 6. P. 456—469.

Институт клеточной биологии
и генетической инженерии
АН УССР,
Киев.

Получено 18 IV 1990.

SUMMARY

The development of hybrid embryos in crossing of wheat cv. Myronovskaya 808 with winter rye cv. Chulpan has been investigated. We observed that along with the normal development of the embryos a large number of anomalies occurs, e. g. the disturbance of organogenesis or its failure resulting in blockage of the embryo development at the stages of histogenesis. The disturbances in organogenesis expressed by the incomplete development of coleorhyza or by the lack of roots, abnormal growth and distortion of the scutellum and by the change in the angle of the axial organ arrangement. In some hybrid embryos the disturbances of organogenesis are accompanied by the formation of morphologically atypical organs and an embryo as whole. The blockade of embryo development at the stage of histogenesis occurs, when embryo becomes globular or during the first stages of scutellum development, when embryos become slightly asymmetrical.

УДК 56(116.2) : 581.9(571.1)

© 1991 г.

В. А. Самылина, Е. М. Маркович

О ЮРСКОЙ ФЛОРЕ НАЗАРОВСКОГО УГОЛЬНОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

V. A. SAMYLINA, E. M. MARKOVICH. ON THE JURASSIC FLORA OF THE NAZAROVSK COAL FIELD (THE WESTERN SIBERIA)

Юрская флора Назаровского месторождения известна по сборам растительных остатков из более 150 захоронений. Приведен анализ ее систематического состава и тафономических особенностей. В одном из захоронений растительные остатки сохранились в виде скоплений спрессованных фитолейм. В результате их изучения с помощью кутикулярного анализа описаны новые виды — *Ginkgo insolita, Leptotoma tenuis, Phoenicopsis gracilis* и *Ph. laevis.*

Ископаемые растения, описанные в данной статье, собраны в 1963 г. Е. М. Маркович на площади Назаровского угольного месторождения в старом карьере западнее г. Назарово. Захоронение представляет собою прослой или линзу мощностью несколько сантиметров, сложенную спрессованными фитолеймами листьев без примеси терригенного материала и вскрытую по простиранию на 20—30 см. Оно приурочено к алевролитам подошвы угольного пласта или породного прослоя в его нижней части.

Назаровское месторождение расположено на территории одноименной впадины в западной части Канско-Ачинского буроугольного бассейна, объединяющего площади развития юрских угленосных осадков вдоль юго-западной окраины Сибирской платформы. Угленосная толща залегает с перерывом и угловым несогласием на палеозойском фундаменте и согласно покрывается верхнеюрской тяжинской свитой. По стратиграфической схеме, утвержденной Межведомственным стратиграфическим комитетом (МСК), угленосные отложения расчленяются на свиты (снизу вверх): макаровскую (50—210 м), иланскую (50—110 м) и итатскую (150—660 м). Первые две относятся к нижней юре, а третья, наиболее продуктивная, с мощными пластами угля, — к средней юре (Решения . . ., 1981). Возраст установлен по макроостаткам растений и палинокомплексам. В основном он не вызывает разногласий, но граница нижней и средней юры не всеми исследователями проводится одинаково. В схеме, утвержденной МСК, иланская свита относится к верхней половине тоарского яруса. А. А. Семериков (Методика . . ., 1970) считает часть толщи, соответствующую иланской свите, среднеюрской и проводит границу нижней и средней юры в ее основании. По его схеме вся угленосная толща расчленяется на нижнеюрскую макаровскую свиту и среднеюрские назаровскую и алтатскую свиты. Нижняя часть назаровской свиты соответствует иланской свите, остальная часть назаровской свиты и вся алтатская — итатской свите схемы МСК. Пласт Назаровский и захоронение изученных растений относятся к средней части итатской свиты или к верхним горизонтам назаровской свиты Семерикова.

Юрская флора Канско-Ачинского бассейна, изучавшаяся Т. Ф. Головой (1948, 1954), Е. М. Маркович (Методика . . ., 1970), Ю. В. Тесленко (1970) и другими, типична для Сибирской палеофлористической области, наиболее полно охарактеризованной В. А. Вахрамеевым (1964, 1988). По частоте встречаемости в ней доминируют чекановскиевые (особенно представители рода *Czekanowskia*, в меньшей степени — *Phoenicopsis*) и хвойные формального рода *Pityophyllum*. Видовой состав чекановскиевых прежде считался бедным — по 2—3 вида в каждом из родов. Кутикулярные исследования последних лет выявили их большее видовое разнообразие — не менее 10 видов в каждом из упомянутых родов. Эти данные готовятся к печати. Сейчас можно говорить о том, что систематическое разнообразие юрских чекановскиевых соответствует частоте их встречаемости. Чекановскиевые леса были, по-видимому, основной растительной формацией низменностей на территории Канско-Ачинского бассейна, как и всей Сибири, в юрском периоде.

На втором месте по частоте встречаемости находятся папоротники, довольно разнообразные по систематическому составу. Они различны в нижней и средней юре. В нижней юре обнаружены *Phlebopteris polypodioides* (Brongn.) Brongn. и *Clathropteris meniscioides* (Brongn.) Brongn.; род *Coniopteris* представлен здесь 2 видами (*C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew. в макаровской свите и *C. zindanensis* Brick — в иланской). В средней юре представители родов *Phlebopteris* и *Clathropteris* не найдены, в составе рода *Coniopteris* насчитывается 6 видов (*C. angustiloba* Brick, *C. burejensis* (Zalessk.) Sew., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *C. jurensis* (Golova) Tesl., *C. maakiana* (Heer) Pryn., *C. snigirevskiae* Tesl.), и встречается типичный сибирский средне—позднеюрский папоротник *Raphaelia diamensis* Sew. Папоротники формального рода *Cladophlebis* многочисленны по всему разрезу юры. Они отнесены к 13—14 видам, из которых около половины встречены и в нижней, и в средней юре (*C. haiburnensis* (Lindl. et Hutt.) Brongn., *C.* ex gr. *multinervis* Golova, *C. spectabilis* (Heer) Font., *C. zauronica* Pryn., *C. williamsonii* (Brongn.) Brongn. и другие), 2 вида — только в нижней юре (*C. nebbensis* (Brongn.) Nath., *C. suluktensis* Brick), остальные — только в средней (*C. delicatula* Yabe et Oishi, *C. kamenkensis* Thomas, *C. kemtchugiensis* Golova и другие).

Более редки в угленосной толще Канско-Ачинского бассейна хвощевые, гинкговые и хвойные (кроме *Pityophyllum*), систематический состав которых мало меняется по разрезу. Хвощевые отнесены к нескольким видам рода *Equisetites* (*E.* cf. *beanii* (Bunb.) Sew., *E. ferganensis* Sew., *E. sokolowskii* Eichw.), а также к *Neocalamites* sp. (единичные отпечатки в верхах нижней юры). Гинкговые представлены родами *Ginkgo*, *Baiera*, *Sphenobaiera* и *Pseudotorellia*. Их видовой состав еще предстоит уточнить с помощью кутикулярного метода. Морфологически они сходны с часто определяющимися в составе юрских сибирских флор *Ginkgo huttonii* (Sternb.) Heer, *G. sibirica* Heer, *Sphenobaiera czekanowskiana* (Heer) Florin, *S. spectabilis* (Nath.) Florin, *Baiera* ex gr. *ahnertii* Krysht., *Pseudotorellia ensiformis* (Heer) Dolud. Из хвойных кроме уже упомянутого широко распространенного рода *Pityophyllum* встречаются единичные представители рода *Podozamites*, а также *Elatocladus manchuricus* (Yok.) Yabe, *Taxocladus sibiricus* (Chachl.) Tesl., семенные чешуи *Schizolepis* и некоторые другие. Плауновидные (*Lycopodites*) и цикадофиты (*Nilssonia*, *Williamsoniella*) найдены в единичных захоронениях, птеридоспермы не обнаружены.

Тафофлора Назаровской впадины была изучена Е. М. Маркович в 1963—1964 гг. на Назаровском и близких к нему Березовском и Алтатском месторождениях по материалу из керна скважин №№ 108, 153, 193, 345, 438, 667, 669, 671, 677, 681, 682 и карьера. Список флоры по данным этих лет приведен в таблице. К нему следует добавить *Coniopteris jurensis* (Golova) Tesl., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *Ginkgo* ex gr. *digitata* (Brongn.) Heer, определенные А. В. Аксариным из среднеюрских отложений (Тесленко, 1970), а также *Phoenicopsis taschkessiensis* Krasser. Последний определен В. А. Самылиной по кутикулярным

Распространение остатков растений в угленосных нижне- и среднеюрских отложениях Назаровской впадины (по данным Е. М. Маркович, 1963—1964 гг.)

Растения	Свиты		
	макаровская J_1mk	иланская J_1il	итатская J_2it
Neocalamites sp.	1		
Equisetites beanii (Bunb.) Sew.	3		
E. ex. gr. *ferganensis* Sew.	8	1	9
E. ex gr. *ilmijensis* Pryn.		1	
E. sokolowskii Eichw.			1
Coniopteris burejensis (Zaless.) Sew.			2
C. maakiana Heer			4
C. angustiloba Brick		1	
C. zindanensis Brick		1	
Coniopteris sp.	1	2	5
Lobifolia lobifolia (Phill.) Rasskaz. et E. Lebed.			1
Phlebopteris polypodioides Brongn.		2	
Cladophlebis haiburnensis (Lindl. et Hutt.) Brongn.	5 *		1
C. ex gr. *zauronica* Pryn.	3 *		
C. ex gr. *multinervis* Golova	2		
C. whitbiensis Brongn.	3		2
Cladophlebis sp.	5	1	4
Nilssonia sp.			1
Ginkgo ex gr. *huttonii* (Sternb.) Heer			4
G. ex gr. *lepida* Heer	1		
Ginkgo sp.	1		5
Ginkgodium sp.			1
Sphenobaiera ex gr. *longifolia* (Pom.) Florin	3		1
S. ex gr. *angustiloba* (Heer) Florin	4		3
S. cf. *pulchella* Heer			1
Sphenobaiera sp.			2
Phoenicopsis sp.			1
Eretmophyllum sp.			1
Desmiophyllum sp.	8	1	6
Czekanowskia ex gr. *rigida* Heer	45 *	3	21 *
C. ex. gr. *setacea* Heer	2		5
Pityophyllum ex. gr. *nordenskioeldii* (Heer) Nath.	4 *		11 *
P. ex. gr. *angustifolium* (Nath.) Möll.	10 *		5
P. ex. gr. *tindstroemii* Nath.	6	1	3
P. ex. gr. *longifolium* Nath.	2		1
Pityophyllum sp.	5		3
Podozamites lanceolatus Lindl. et Hutt.			2
Ixostrobus sp.			4
Carpolithes cinctus Sew.	5	1	8
Число местонахождений остатков растений в свите	67	14	67

Примечание. Цифры обозначают число местонахождений данного растения. Цифры, отмеченные звездочками, обозначают, что остатки данного растения в большинстве местонахождений часты или образуют скопления.

препаратам из фитолейм, образовавших прослой «листоватого угля». Образец был отобран Л. А. Богдановой в 1972 г. из среднеюрских отложений в Назаровском углеразрезе. Назаровская тафофлора небогата по видовому и родовому составу, что характерно для среднеюрских сибирских флор. Она близка тафофлорам из других районов Канско-Ачинского бассейна, но отличается от них отсутствием *Raphaelia diamensis* и некоторых других видов (возможно, из-за недостаточной изученности).

Изменение флоры по разрезу угленосной толщи Назаровской впадины незначительно и касается в основном редко встречающихся видов. Только в нижней юре найден *Neocalamites* sp. (макаровская свита) и *Phlebopteris* ex gr. *polypodioides* (иланская свита). Представители рода *Coniopteris* в нижней юре встречены в единичных захоронениях, в средней юре они более часты и разнообразны. Наоборот, род *Cladophlebis* более разнообразен в нижней юре, чем в средней. В средней юре найден *Lobifolia lobifolia*, отсутствующий в нижней юре. Более детальное расчленение угленосной толщи на территории всей впадины по имеющимся в настоящее время данным невозможно, но на небольших расстояниях, в пределах месторождения или его части, иногда удается сопоставлять разрезы соседних скважин с точностью до угольного пласта или группы близких в разрезе пластов по флороносным пачкам мощностью от нескольких метров до первых десятков метров (Методика. . ., 1970).

Разрезы по скважинам Назаровского месторождения были послойно описаны; при этом для каждого слоя с растительными остатками (т. е. захоронения) кроме литологических признаков отмечались состав ориктоценозов и тафономические особенности (количество и сохранность остатков растений каждого таксона и др.). В общей сложности было установлено около 150 захоронений определимых остатков растений. Они встречаются главным образом в алевролитах с горизонтальной, нечеткой горизонтальной, пологой или горизонтально-волнистой слоистостью, относящихся, по данным А. А. Семерикова (Методика. . ., 1970), к фациям застойных водоемов и заболачивающихся земель и водоемов, прибрежных частей озер, редко — к аллювиальным (фации половодий и др.).

В 75 % захоронений содержатся остатки листьев *Czekanowskia* разных форм сохранности, часто в виде послойных скоплений, как в моно-, так и в политаксонных ориктоценозах, обычно преобладая в последних; иногда они играют в них подчиненную роль. Второе место по частоте встречаемости занимает *Pityophyllum*, присутствующий более чем в трети всех захоронений в небольшом количестве или в виде скоплений на плоскости наслоения. И *Czekanowskia*, и *Pityophyllum* приурочены большей частью к фациям застойных и заболачивающихся водоемов. Остальные находки *Czekanowskia* более часты в прибрежно-озерных фациях, а *Pityophyllum* — в аллювиальных. Другие растения встречаются заметно реже: в 15—20 % захоронений найдены остатки хвощевых, папоротников рода *Cladophlebis* и гинкговых (*Ginkgo, Sphenobaiera*), в 10—15 % — папоротников рода *Coniopteris*, чекановскиевых рода *Phoenicopsis* и похожих на них листьев формального рода *Desmiophyllum*.[1] Остальные растения найдены в единичных захоронениях.

Можно предположить, что частота встречаемости остатков растений отражает степень их участия в растительности низменностей. Тогда основным растительным сообществом территории Назаровской впадины в ранне- и среднеюрскую эпохи следует считать леса из *Czekanowskia*, хотя количество листьев *Czekanowskia* в осадках может быть велико не только за счет числа самих растений, но и из-за их большего размера по сравнению с папоротниками, хвощевыми и др. Листья *Phoenicopsis* встречаются в 5—7 раз реже, чем листья *Czekanowskia*, возможно, из-за того, что феникопсисы произрастали на большем отдалении от бассейна седиментации, чем чекановскии. Это подтверждается и большей деформированностью листовых остатков *Phoenicopsis*. Часто они встречаются изолированно, а не сидящими пучком на брахибласте, как у большинства чекановский. В то же время отдельные виды рода *Phoenicopsis*, например *Ph. taschkessiensis*, встречаются в околоугольных фациях и, видимо, росли недалеко от торфяных болот. Род *Pityophyllum*, скорее всего, также экологически неоднороден. Часть растений с листьями *Pityophyllum* обитала на склонах долин, и их листья попадали в аллювиальные осадки (фации половодья); часть — на заболоченных низменностях, их листья оказывались в осадках застойных и заболачивающихся водоемов (углистых аргиллитах и др.). Хвощевые и папоротники обитали, скорее всего, на заболоченных низменностях, а первые и в прибрежных частях зарастающих водоемов. Сложные листья папоротников вряд ли выдержали бы значительный перенос, а остатки хвощевых иногда представлены в одном захоронении различными частями растений

---

[1] Сумма всех захоронений более 100 %, так как в одном захоронении нередко присутствуют остатки разных растений.

(стеблями с листьями и узловыми перегородками «in situ» и изолированно, корнями), что вряд ли возможно при более или менее длительном переносе. Об экологии остальных растений по тафономическим признакам судить трудно из-за их редкости.

Что касается растений, описанных ниже, то все они или по крайней мере доминирующие в захоронении росли на приозерной низменности, а их листья перед захоронением в осадках заболачивающегося озера испытали недалекий перенос, поскольку их остатки мало деформированы. В изученном скоплении фитолейм доминируют листья, описанные здесь как *Ginkgo insolita* sp. nov. Большая их часть очень похожа на листья *Eretmophyllum.* Наряду с цельными *Eretmophyllum*-образными листьями имеются двухлопастные листья и даже один четырехлопастный, пластинки которых напоминают листья *Sphenobaiera.* Среди них регулярно встречаются , но в гораздо меньшем количестве, обрывки листьев с тонкими (1.0—1.5 мм) дихотомически рассеченными сегментами. Строение их эпидермы указывает на принадлежность к роду *Leptotoma.* Кроме того, были встречены два обрывка листьев *Phoenicopsis*, причем принадлежащие разным подродам этого рода. Морфологически они довольно хорошо отличаются от обрывков узких листьев гинкговых из этого же образца большей жесткостью и наличием более частых жилок. Листовые остатки *Leptotoma* и *Phoenicopsis* также оказались принадлежащими новым видам. Все они описаны ниже.

Описанная коллекция фитолейм хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград) под № 541. При описании эпидермы использованы термины, разработанные для листьев чекановскиевых и гинкговых (Самылина, 1972; Самылина, Киричкова, 1973). Фотографии изготовлены Г. И. Петровой, микрографии на СЭМ JSM-35 — Н. В. Ченцовой.

Класс *Ginkgoopsida* — гинкговые

Род *Ginkgo* L., 1771

Ginkgo insolita[2] Samyl. sp. nov.

(табл. I, *1—7*; табл. III, *7—9*; табл. IV, *5—7*; рисунок)

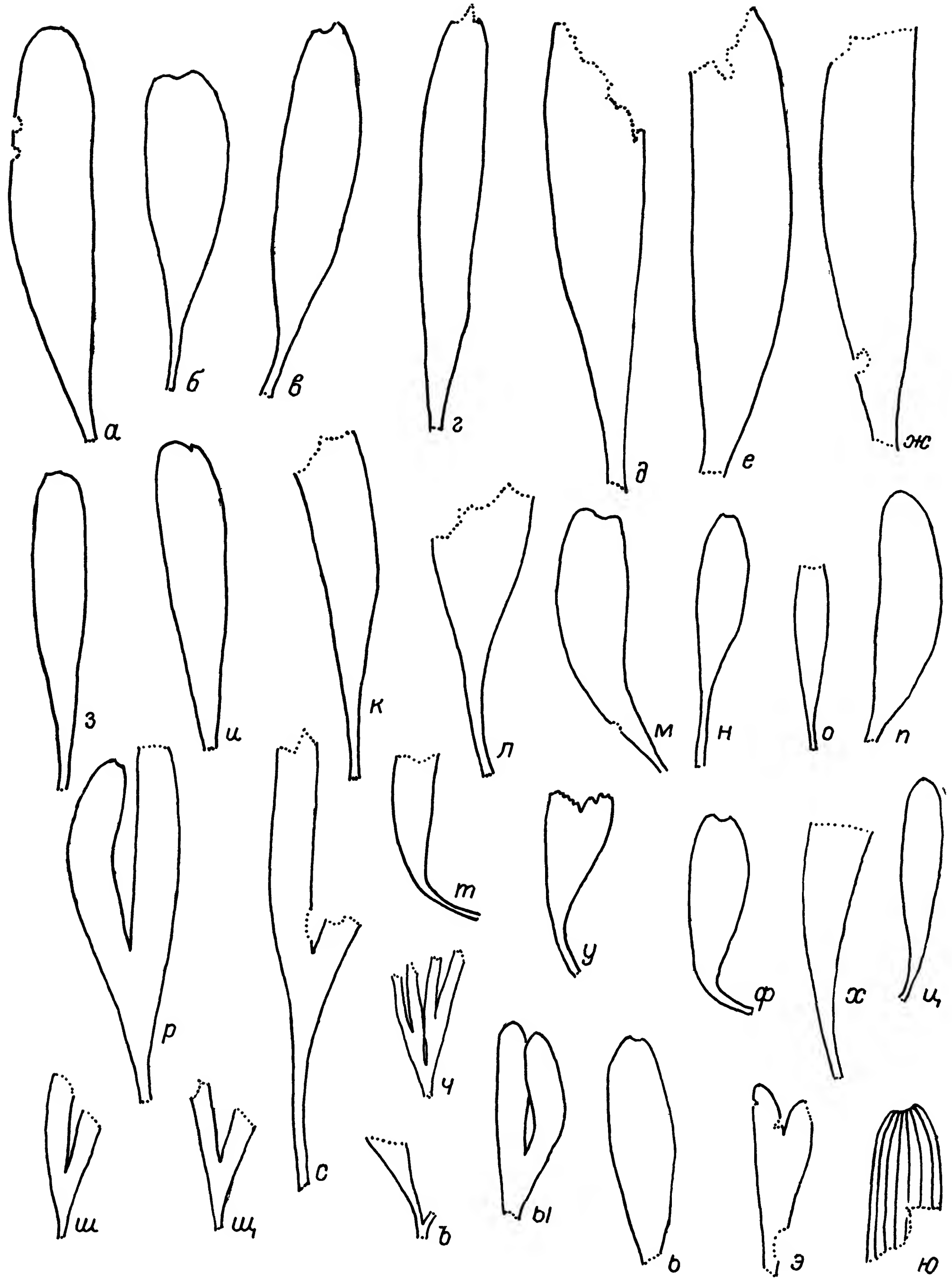
Eretmophyllum sp. Самылина, 1986, табл. V, фиг. 2.

Описание материала. Листья с узкоклиновидным основанием, постепенно переходящим в длинный черешок. Пластинка листа сильно варьирует по степени рассеченности. В количественном отношении преобладают цельные ланцетно-линейные или узколопатовидные листья с закругленной верхушкой. Наряду с ними, но в существенно меньшем количестве встречаются листья, из которых можно составить непрерывный вариационный ряд от цельных с едва надрезанной верхушкой до двухлопастных, глубоко рассеченных вплоть до черешка. Встречен и один четырехлопастный лист. Размеры листьев также сильно варьируют. Самые маленькие из отмытых цельных листьев имеют около 3 см в длину (из них 5—7 мм приходится на черешок) при ширине пластинки около 5 мм. Наиболее крупные цельные листья целиком не сохранились, их пластинки достигали не менее 7 см в длину при ширине 13—14 мм. Двухлопастные листья по длине варьируют в той же степени, а ширина их лопастей — от 3 до 6 мм.

Жилкование листьев типичное для гинкго. В черешке проходят два проводящих пучка, которые при входе в пластинку дихотомически делятся. Деление повторяется по мере расширения пластинки. Крайние жилки идут параллельно краю листа. Недалеко от верхушки листа или его сегментов жилки чуть сближаются и, не сливаясь, выходят в край верхушки. Густота жилок

---

[2] От insolitus (лат.) — непривычный.



Ginkgo insolita.

а—э — морфологическое разнообразие листьев, нат. вел., обр. 541/1—19, 2 (голотип), 32, 31, 21, 5, 30, 1, 24, 23, 20, 34, 37, 26, 33, 3, 4, 22, 14, 35, 25, 38, 18, 9, 16, 39, 7, 36, 8; *ю* — верхушка листа, ×2, обр. 541/1—43.

неодинакова. У более крупных листьев они более редкие, чем у листьев средних размеров или мелких. Так, крупные листья, 11 мм в ширину, имеют в средней части пластинки 9 жилок, а листья 7 мм в ширину — 8 жилок, 5 мм — 6 жилок, 3.5 мм — 4 жилки. На просветленных участках между жилками видны небольшие секреторные тельца в виде штрихов или точек.

Строение эпидермы и цельных, и рассеченных листьев не отличимо друг от друга. Это дает основание считать, что все они принадлежат одному виду растений. Листья амфистоматные. Топография и нижней, и верхней эпидерм листа одинакова: устьица собраны в полосы, чередующиеся с безустьичными полосами. Различие между нижней и верхней эпидермами состоит в количестве устьиц — на нижней эпидерме их существенно больше, чем на верхней. На ширину срединных устьичных полос нижней эпидермы приходится 5—6 устьиц, верхней эпидермы — 2—4 устьица. Строение устьиц на обеих сторонах листа одинаково. Морфология замыкающих клеток типична для листьев гинкго и близких ему родов (Самылина, 1986). Замыкающие клетки сильно погружены и окружены кольцом из 4—5 (редко 6) побочных клеток. Часть устьиц имеет неполное кольцо венечных клеток. Ориентированы устьица беспорядочно. Побочные клетки многих устьиц несут небольшие проксимальные папиллы, у других устьиц вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком. В обоих случаях устьица слабо экспонированы. Примерные размеры устьичных комплексов: 70—100×70—100 мкм.

Основные клетки устьичных полос представлены всеми разновидностями коротких клеток, среди которых преобладают изодиаметрические. Довольно часты сплюснутые клетки, которые обычно составляют короткие цепочки. Устьичные полосы разделены безустьичными полосами, состоящими из 5—7 рядов широких разновидностей удлиненных клеток.

Стенки основных клеток эпидермы обычно мелкоизвилистые за счет неравномерных утолщений. Встречаются участки эпидермы и со спрямленными, почти ровными стенками. В центре изодиаметрических клеток часто видна расплывчатая бородавочка, а на продолговатых клетках — кутикулярный валик.

Голотип: БИН АН СССР, обр. 541/1—2, Западная Сибирь, Канско-Ачинский угольный бассейн, Назаровское месторождение, итатская свита, средняя юра.

Описание. Описанные выше листья характеризуются большим размахом вариабельности листовой пластинки и при отсутствии данных о строении эпидермы крайние их формы могли бы быть отнесены не только к разным видам, но и к разным родам: цельные листья — к роду *Eretmophyllum* (предварительно они именно так и были определены; Самылина, 1986) или *Pseudotorellia*, надрезанные на лопасти — к родам *Ginkgo*, *Baiera* или даже *Sphenobaiera*. Однако возможность проследить постепенные переходы между крайними морфологическими формами, а главное отсутствие различий в строении эпидермы, дает основание считать описанные листовые остатки принадлежащими одному виду растений. Этот вывод определил и родовую принадлежность описанных листьев. Диагнозы родов *Eretmophyllum* и *Pseudoterellia* ограничивают их объем только цельными листьями, близкими к линейным. К тому же листья *Pseudotorellia* гипостоматные, а их устьица имеют иное строение и всегда ориентированы продольно. Другое (отличное и от *Pseudotorellia*, и от *Ginkgo* и *Eretmophyllum*) строение устьиц и преимущественно продольная их ориентация характерны и для эпидермы рода *Sphenobaiera*, на сходство с листьями которого наводят клиновидное основание и рассеченность обсуждаемых листовых остатков. В дополнение к этому заметим, что листья *Sphenobaiera* не свойственны столь длинные черешки, и в целом они относительно длиннее листьев гинкго.

Строение эпидермы изученных листьев характерно для рода *Ginkgo*, но их морфология несколько необычна для данного рода. Особенно это касается цельных *Eretmophyllum*-образных листьев. Заметим, однако, что даже среди листьев *Ginkgo biloba*, хотя и редко, встречаются узкоклиновидные формы. В составе рода *Ginkgo* такие листья описывал A. G. Nathorst (1886) под названием *G. obovata* из рэта Скандинавии. R. Florin (1937) дал этому виду характеристику эпидермы. По строению эпидермы листья *G. obovata* значительно отличаются от листьев *G. insolita*: у них ровные стенки эпидермальных клеток, устьичные комплексы моноциклические, побочные клетки устьиц с сильно развитыми срединными папиллами, среди трихомных образований основных клеток эпидермы присутствуют волоски; есть и другие отличия.

Двухлопастные листья *G. insolita* как по морфологическим, так и по эпидермальным признакам похожи на листья *G. obrutschewii* Sew. из юры Китайской Джунгарии. Но автор последнего вида не упоминает о наличии заметной морфологической вариабельности листьев (Сьюорд, 1911). В качестве отличительных эпидермальных их признаков отметим ровные (не извилистые) стенки основных клеток и наличие лишь единичных устьиц на верхней эпидерме.

Наибольшее сходство среди гинкговых и по морфологическим, и по эпидермальным признакам листья *G. insolita* имеют с листьями, описанными T. Harris и W. Millington как *Sphenobaiera gyron* из юрских отложений Йоркшира (Harris et al., 1974). Под этим названием ими объединены цельные обратноланцетные и двухлопастные листья, морфологически неотличимые от соответствующих форм из Назаровского месторождения. Однако имеются эпидермальные отличия, заставляющие считать их разными видами: у английских йоркширских листьев стенки эпидермальных клеток ровные (не извилистые), заметно реже встречаются среди основных клеток эпидермы сплюснутые клетки, устьица на верхней эпидерме присутствуют в меньшем количестве. Заметим при этом, что, с нашей точки зрения, эпидермальная характеристика листьев *S. gyron* не соответствует роду *Sphenobaiera*. Листьям последнего свойственны крупные устьица с характерными крыловидными кутикулярными утолщениями и преимущественно продольная их ориентация. На это же указывают и длинные черешки этих листьев. Нами предлагается перевести данный вид в род *Ginkgo*: ***G. gyron*** **(Harris et Millington) Samyl. comb. nov.** (=*Sphenobaiera gyron* Harris et Millington, 1974, in Harris, Millington, Miller, The Yorkshire Jurassic flora, 4 : 53).

Стоит упомянуть еще и о листьях из рэтских отложений Восточной Гренландии, первоначально описанных Harris (1935) под названием *Baiera boeggildiana*, а затем рассматривавшихся в составе рода *Sphenobaiera* (Harris et al., 1974). Это цельные узкоклиновидные листья, иногда с выемчатой верхушкой, морфологически близкие наиболее распространенным формам из Назаровского месторождения. Сходство усиливается и наличием такого малораспространенного признака, как извилистые стенки эпидермы. Но полного совпадения в наборе эпидермальных признаков нет: у гренландских листьев более сильно развиты трихомные образования, мало устьиц на верхней эпидерме, слабо выражена дифференциация на устьичные и безустьичные полосы. Мне представляется, что *Baiera boeggildiana* не следовало переводить в род *Sphenobaiera*, которому этот вид не соответствует по сочетанию тех же признаков, что и только что обсуждавшийся *S. gyron*.

Местонахождение. См. голотип.

Род *Leptotoma* Kiritch. et Samyl., 1979

Leptotoma tenuis[3] **Samyl. sp. nov.**

(табл. II, *1—15*)

Baiera ex gr. *ahnertii* Krysht. Самылина, 1986, табл. V, фиг. 6.

Описание материала. В исследованном образце остатки листьев *Leptotoma* встречаются довольно часто, но обычно в виде небольших отрывков; среди них встречены основания двух листьев. По имеющемуся материалу можно составить представление о морфологии листьев: их листовая пластинка имела клиновидное основание, была не менее трех раз дихотомически рассечена вплоть до черешка на тонкие сегменты 1—1.5 мм в ширину и имела более 3 см в длину; верхушки сегментов суженно закругленные.

---

[3] От tenuis (лат.) — тонкий.

Листья амфистоматные. Топография эпидермы нижней, верхней и боковых поверхностей сегментов листа различна. На нижней эпидерме устьица собраны в прерывистые, более или менее равномерно расположенные ряды — 5—6 рядов на ширину сегмента. В пределах ряда устьица расположены неравномерно, в целом довольно часто, изредка встречаются и смежные устьица. Основные клетки нижней эпидермы также образуют продольные ряды. Они преимущественно короткие, 4—5-угольные, в устьичных рядах почти изодиаметрические или сплюснутые, в полосах между устьичными рядами — прямо- или косоугольные. Стенки клеток преимущественно ровные, иногда с неясно выраженными четковидными утолщениями, обычно слегка выпуклые (вогнутые) или слабо изогнутые, с закругленными углами. Трихомные образования на основных клетках эпидермы отсутствуют.

На верхней эпидерме устьица смещены к краям сегмента, оставляя свободной срединную зону, составляющую примерно $^1/_3$—$^1/_4$ ширины сегмента. Характер клеток срединной зоны соответствует таковому клеток безустьичных полос нижней эпидермы. В краевых зонах верхней эпидермы устьица также располагаются преимущественно рядами, но менее четко выраженными, чем на нижней эпидерме.

Боковые эпидермы состоят из 6—8 рядов прямо- или косоугольных клеток. Устьица среди них редки.

Строение устьиц на всех поверхностях сегментов листа одинаково. Как показало изучение на сканирующем микроскопе, устьица относятся к типу *Ginkgo.* Их срединная часть существенно шире, чем у полюсов, кутинизация наружных стенок замыкающих клеток без резких переходов. Замыкающие клетки сильно погружены и окружены 3—6 (обычно 4—5) побочными клетками. Внешний контур устьичных комплексов часто неправильный из-за разной формы и размеров побочных клеток. Вход в устьичную ямку продолговатый, оконтурен довольно широким кутикулярным валиком или побочные клетки несут по небольшой проксимальной папилле. Замыкающие клетки частично экспонированы. Некоторые устьица, кроме побочных клеток, окружены неполным кольцом венечных клеток. Ориентированы устьица беспорядочно. На участках устьичного ряда со сплюснутыми основными клетками устьица ориентированы, как правило, поперек длины сегмента, на других участках — вдоль или под косым углом к длинной оси сегмента. Примерные размеры устьичных комплексов 70×70 мкм.

Голотип: БИН АН СССР, обр. 541/44, Западная Сибирь, Канско-Ачинский угольный бассейн, Назаровское месторождение угля, итатская свита, средняя юра.

Замечания. По эпидермальному строению и морфологии описанные листья сходны с группой восточносибирских видов *Leptotoma* — позднеюрского *L. lenaensis* Kiritch. et Samyl. и раннемеловых *L. slastenowii* Kiritch. и *L. vilujensis* Kiritch. et Samyl.

По строению эпидермы назаровские листья *Leptotoma* не совпадают ни с одним из 6 выделенных к настоящему времени видов этого рода. По отсутствию трихомных образований и количеству рядов устьиц на нижней эпидерме *L. tenuis* напоминает *L. slastenowii* из низов нижнего мела Центрального Приверхоянья, но для последнего обычны удлиненные основные клетки с приостренными углами, продолговатые устьичные комплексы, преобладание продольной ориентации устьиц.

Отсутствием трихомных образований на основных клетках эпидермы характеризуется и *L. kryshtofovichii* Srebrod. et Samyl. из нижнего мела Восточного Забайкалья, к тому же в эпидерме листьев этого вида также преобладают короткие клетки. Однако в отличие от *L. tenuis* устьичные комплексы эпидермы листьев *L. kryshtofovichii* имеют почти правильный внешний контур, устьица экспонированы в гораздо большей степени, а их побочные клетки часто несут срединную бородавочку. К тому же листья *L. kryshtofovichii* существенно мельче таковых *L. tenuis*.

Местонахождение. См. голотип.

Класс *Czekanowskiopsida* — чекановскиевые

Род *Phoenicopsis* Heer, 1876

Phoenicopsis gracilis[4] **Samyl. sp. nov.**

(табл. III, *1—6*)

Описание. Имеется набольшой обрывок листа шириной 3.5 м с 9 параллельными жилками.

Лист гипостоматный. Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. Последние сложены преимущественно удлиненными узкими клетками, образующими ряды, полосы узкие, из 8—10 рядов клеток.

Устьичные полосы разновеликие по ширине. Краевые полосы очень узкие, на их ширину приходится обычно 2 устьица. Срединные полосы, в числе не менее 5, более широкие, на их ширину приходится 3—4 устьица. Устьица в пределах полосы имеют тенденцию располагаться рядами, но ряды прерывистые. В целом устьица довольно редкие, смежные устьица не встречены. Побочные клетки устьиц по степени кутинизации почти не отличаются от основных клеток эпидермы. Полярные побочные клетки чаще короткие, иногда почти изодиаметрические; боковые побочные клетки, как правило, с выпуклой наружной стенкой. Контур устьичных комплексов чаще обычно несимметричный. Побочные клетки устьиц несут по небольшой проксимальной папилле, при этом замыкающие клетки остаются частично экспонированными. Примерные размеры устьичных комплексов 30—40×42—62 (до 100) мкм.

Основные клетки эпидермы в пределах устьичных полос преимущественно короткие, прямо- или косоугольные, в меньшем количестве — изодиаметрические; сплюснутые клетки редки. Между устьичными рядами встречаются и удлиненные клетки. Многие клетки несут плоскую широкую бородавочку.

На верхней эпидерме также выражена полосчатость, но уже за счет формы клеток. Более широкие полосы, соответствующие устьичным полосам эпидермы, состоят из широких разновидностей удлиненных и из прямо- и косоугольных коротких клеток. Их разделяют более узкие полосы из узких разновидностей удлиненных клеток. Многие клетки несут кутикулярный валик с расплывчатым контуром.

Стенки основных клеток эпидермы ровные (т. е. без каких-либо утолщений), углы между ними обычно закругленные.

Голотип. БИН АН СССР, обр. 541/1—56, Западная Сибирь, Канско-Ачинский угольный бассейн, Назаровское месторождение угля, итатская свита, средняя юра.

Замечания. По ширине листовой пластинки описанный лист относится к группе *Ph. angustifolia*, т. е. узколистным формам. По строению эпидермы он принадлежит подроду *Phoenicopsis* — растениям с гипостоматными листьями, Сочетание его эпидермальных признаков своеобразно, а один из признаков, а именно разновеликость устьичных полос, пока не был известен ни у одного из видов данного подрода.

Местонахождение. См. голотип.

---

[4] От gracilis (лат.) — тонкий, изящный.

Phoenicopsis laevis[5] Samyl. sp. nov.

(табл. IV, *1—4*)

Описание. Среди множества листьев гинкго встречен небольшой обрывок очень узкого линейного листа шириной около 1.5 мм.

Лист амфистоматный. Топография эпидермы на обеих поверхностях листа одинакова: устьица расположены прерывистыми рядами, находящимися примерно на равном расстоянии друг от друга. В ряду устьица расположены неравномерно, в целом довольно редко, но изредка встречаются и смежные устьица.

Побочные клетки устьиц почти не отличаются от основных клеток эпидермы. Полярные побочные клетки чаще короткие до почти изодиаметрических; боковые побочные клетки, как правило, со слабовыпуклой внешней стенкой. Контур устьичных комплексов обычно асимметричный как изломанный, так и почти плавный. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком, при этом замыкающие клетки почти не экспонированы. Примерные размеры устьичных комплексов: 34—47×50—105 мкм.

Основные клетки эпидермы в устьичных рядах преимущественно короткие. Среди них встречаются более или менее изодиаметрические клетки, сплюснутые клетки редки.

Безустьичные полосы, разделяющие устьичные ряды, состоят из удлиненных клеток, собранных в ряды; на ширину полосы приходится 4—8 рядов.

Стенки основных клеток прямые или слабовыпуклые (вогнутые), ровные (т. е. без каких-либо утолщений), углы между стенками либо острые, либо закругленные. Каких-либо трихомных образований на основных клетках нет.

Голотип. БИН АН СССР, обр. 541/1—57, Западная Сибирь, Канско-Ачинский угольный бассейн, Назаровское месторождение угля, итатская свита, средняя юра.

Замечания. Исследованный обрывок листа очень узкий и по внешнему виду с одинаковым успехом может быть отнесен и к *Czekanowskia*, и к *Leptotoma*, и к *Phoenicopsis*. Строение эпидермы однозначно указывает на принадлежность к последнему роду, подроду *Culgoweria*.

Пожалуй, это самый узкий из до сих пор описанных листьев данного рода. Подобные листья известны среди *Ph. urtujensis* Samyl. et Srebrod. из нижнего мела Забайкалья; их ширина 1.5—2 мм. Этот вид также относится к подроду *Culgoweria*, т. е. топография эпидермы его листьев на обеих поверхностях одинакова. Но в деталях строения эпидермы листьев этих видов есть существенные различия, в частности извилистость клеточных стенок и папиллозность клеток у листьев *Ph. urtujensis*.

Пока среди видов подрода *Culgoweria* по строению эпидермы листьев описанный здесь вид стоит несколько особняком. Прежде всего его отличают отсутствие трихомных образований на основных клетках эпидермы и почти равная кутинизация последних и побочных клеток устьиц. В каждом конкретном случае кроме этих двух отличительных признаков выявляются какие-либо другие.

Местонахождение. См. голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеев В. А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени // Тр. ГИН. 1964. Вып. 102. 263 с. — *Вахрамеев В. А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли // Тр. ГИН. 1988. Вып. 30. 214 с. — *Голова Т. Ф.* Ископаемые растения из Кемчугского

---

[5] От laevis (лат.) — гладкий.

буроугольного месторождения Чулымо-Енисейского угленосного бассейна // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. геол. 1948. № 99. С. 75—118. — *Голова Т. Ф.* Юрские растения из района Соболевского месторождения (Чулымо-Енисейский угленосный бассейн) // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. геол. 1954. № 132. С. 86—112. — *Методика* корреляции разрезов континентальных угленосных толщ на примере некоторых мезозойских впадин Сибири. Л.: Наука, 1970. 184 с. — *Решения* 3-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири (Новосибирск, 1978). Новосибирск, 1981. 90 с. — *Самылина В. А.* Систематика рода *Phoenicopsis* // Тр. ГИН. 1972. Вып. 230. С. 44—81. — *Самылина В. А.* Сравнительно-стоматографическое изучение гинкговых и чекановскиевых: первые итоги применения электронного сканирующего микроскопа // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 119—126. — *Самылина В. А., Киричкова А. И.* Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 95—101. — *Сьюорд А.* Юрские растения из Китайской Джунгарии // Тр. Геол. ком. Н. С. 1911. Вып. 75. С. 1—61. — *Тесленко Ю. В.* Стратиграфия и флора юрских отложений Западной и Южной Сибири и Тувы // Тр. Сиб. НИИ геол., геоф. и минер. сырья (СНИИГГИМС). Сер. Палеонтология и стратиграфия. 1970. Вып. 42. 270 с. — *Florin R.* Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über varmeintliche *Cordaitales* mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. // Palaeontographica, Abt. B. 1937. Bd 82. Lfg 1—4. S. 1—72. — *Harris T. M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 4. *Ginkgoales; Coniferales, Lycopodiales* and isolated fructifications // Medd. Groenland. 1935. Bd 112, N 1. P. 1—176. — *Harris T. M., Millington W., Miller J.* The Yorkshire Jurassic flora. IV. *Ginkgoales* and *Czekanowskiales*. London, 1974. 150 p. — *Nathorst A. G.* Om floren i Skanes kolförande bildningar. I. Floran vid Bjuf // Sver. Geol. Undersökn. Ser. C. 1886. N 85. S. 85—129.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Всесоюзный геологический институт,
Ленинград.

Получено 31 V 1990.

SUMMARY

The Jurassic flora of the Nazarovsk coal field is known due to the collections of plant remains from more than 150 localities. The analysis of its systematic composition and taphonomic features is presented. Plant remains in one of the burial-grounds were well preserved in the form of congeries of pressed phytoleims. Using the analysis of the cuticles, the new species, *Ginkgo insolita, Leptotoma tenuis, Phoenicopsis gracilis* and *Ph. laevis*, have been described.

УДК 581.5 : 551.583 : 551.794

© 1991 г.

А. А. Андреев, В. А. Климанов

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА МЕЖДУРЕЧЬЯ РЕК УНГРА И ЯКОКИТ (ЮЖНАЯ ЯКУТИЯ) В ГОЛОЦЕНЕ

A. A. ANDREYEV, V. A. KLIMANOV. VEGETATION HISTORY AND CLIMATE CHANGES IN THE INTERFLUVE OF THE RIVERS UNGRA AND YAKOKIT (THE SOUTHERN YAKUTIA) IN HOLOCENE

По результатам палинологического и ^{14}C изучения двух торфяников из Южной Якутии приводятся данные о динамике изменений растительности и климата в поздне- и послеледниковье. Показано, что развитие растительности шло от лиственничных редколесий лесотундрового типа с примесью видов *Betula* sect. *Betula* и подлеском из ольхи кустарниковой, кедрового стланика и видов *Betula* sect. *Nanae* к современным лиственничным и сосновым лесам. На протяжении позднеледниковья и голоцена отмечены неоднократные колебания климата, климатический оптимум голоцена приходится на конец атлантического периода — 4500—6000 лет назад.

К первым данным по палеогеографии голоцена Южной Якутии относятся работы В. В. Алабышева (1932) и В. С. Коржевина (1934). На основании изучения торфяников в верхнем течении р. Алдан авторы приходят к выводу, что в послеледниковое время произошла смена смешанных хвойно-березовых лесов сосновыми лесами.

М. И. Нейштадт (1951) выделил 5 фаз в развитии лесов Южной Якутии в голоцене. Первая, древнеголоценовая, фаза отличается отсутствием хвойных пород и господством березы и ольхи, характеризуется ландшафтом высокогорных кустарниковых тундр и лесотундр. Во время второй фазы происходит некоторое потепление климата и устанавливаются ландшафты лиственничных лесов с большим участием различных видов берез. Третья фаза характеризуется ландшафтами березовых лесов с отдельными участками сосновых и лиственничных. Четвертую фазу можно назвать фазой березы, сосны и ели; она является наиболее влажной и совпадает по времени с термическим максимумом. Пятая фаза характеризуется резким увеличением роли сосны, континентальным и сухим климатом. В дальнейшем Нейштадт (1957) делит голоцен Южной Якутии на 4 подотдела: древний голоцен (которому соответствует первая фаза), ранний голоцен (охватывающий вторую и третью фазы), средний голоцен (четвертая фаза) и поздний голоцен (пятая фаза).

М. Б. Чернышева (Пряхин, Чернышева, 1963), изучавшая спорово-пыльцевые спектры отложений высокой поймы и торфяников в верховьях Алдана, считает, что на протяжении голоцена в этом районе существовали смешанные елово-лиственничные, сосново-лиственничные, кедрово-елово-лиственничные леса. Изменения растительности и климата на протяжении голоцена были незначительными. Позднее Чернышева приходит к выводу, что в предбореальное время в верхнем течении р. Алдан существовали заболоченные разреженные леса, а в бореальное — лиственнично-березовые леса с примесью сосны и ели со значительным участием ольхи кустарниковой и карликовых берез (Рыбакова, Чернышева, 1979).

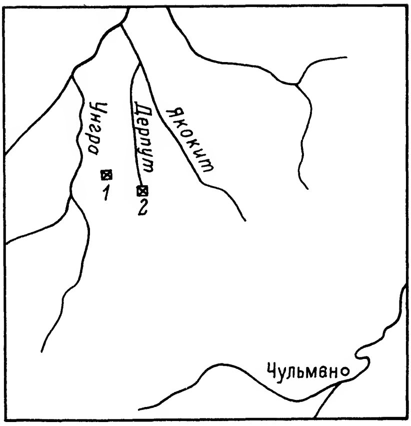


Рис. 1. Схема расположения болотных массивов «Суоллах» (*1*) и «Дерпут» (*2*).

А. И. Томской и Г. М. Саввиновой (Томская, Саввинова, 1970, 1975; Томская, 1975а, б, 1981; Саввинова, 1979; Мочанов, Саввинова, 1980) в отложениях археологических стоянок на высокой пойме среднего течения р. Алдан обнаружены необычные спорово-пыльцевые спектры. Особый интерес представляют спектры стоянки Белькачи-1, имеющей 23 культурных слоя с 26-ю радиоуглеродными датами. Нижние слои отложений характеризуются очень высоким содержанием спор сфагновых и зеленых мхов, папоротников, плаунов селягинелл. Пыльца деревьев, кустарников и трав почти полностью отсутствует. Радиоуглеродные датировки позволяют предположить, что нижняя часть высокой поймы сформировалась в предбореальное время. В палинологических спектрах бореального возраста также господствуют споры споровых растений, однако обнаруживается большое количество пыльцы деревьев и кустарников. Только начиная со второй половины атлантического времени в составе спорово-пыльцевых спектров значительно возрастает участие пыльцы деревьев и кустарников. Подобные же спектры и подобная последовательность их изменения обнаруживается и в слоях других пойменных стоянок.

Томская (1975а, б, 1981) выделяет три палинологических комплекса: нижний, с доминированием спор, — «ледниковый» (10 000—6000 лет назад); средний, переходный, — «перигляциальный» (6000—3000 лет назад) и верхний — лесной, с доминированием пыльцы хвойных пород. Согласно Томской (1981), в интервале времени приблизительно 10 000—6000 лет назад было развито горно-долинное оледенение с предполагаемым центром в районе Алдано-Учурского хр. и существовала особая «ледниковая» растительность; становление же современной растительности началось только 6000 лет назад.

Саввинова, изучавшая пыльцевые спектры тех же разрезов, считает, что в этом регионе в течение всего голоцена существовала лесная растительность, господство спор в спорово-пыльцевых спектрах она объясняет неблагоприятными условиями консервации пыльцы и обилием споровых растений в поймах рек (Мочанов, Саввинова, 1980).

«Ледниковые» спектры не имеют прямых аналогов среди современных субрецентных спектров. Однако пробы, отобранные на заливных лугах в пойме р. Лены близ Якутска (Попова, 1961), содержат до 24 % спор; причем в группе спор преобладают именно споры папоротников, сфагновых и зеленых мхов. Как известно, на пойменных лугах не произрастают ни папоротники, ни сфагновые мхи. Очевидно, что их споры принесены из верховьев рекой.

Исследованные нами поверхностные пробы, отобранные в растительных сообществах высоких пойм в среднем течении р. Вилюй и в низовьях р. Яна, также содержат до 20.5 % спор папоротников, плаунов, плаунков и сфагновых мхов, не произрастающих в местах отбора проб.

Необходимо учитывать, что в Якутии накопление пойменных отложений происходит в период весенних половодий, на которые приходится более 90 % годового стока рек (Кузин, 1960). В этот период растения еще не продуцируют пыльцу и споры. Следовательно, осевшие в это время вместе с пойменным аллювием пыльцевые зерна и споры принесены с верховьев рек. О переотложении

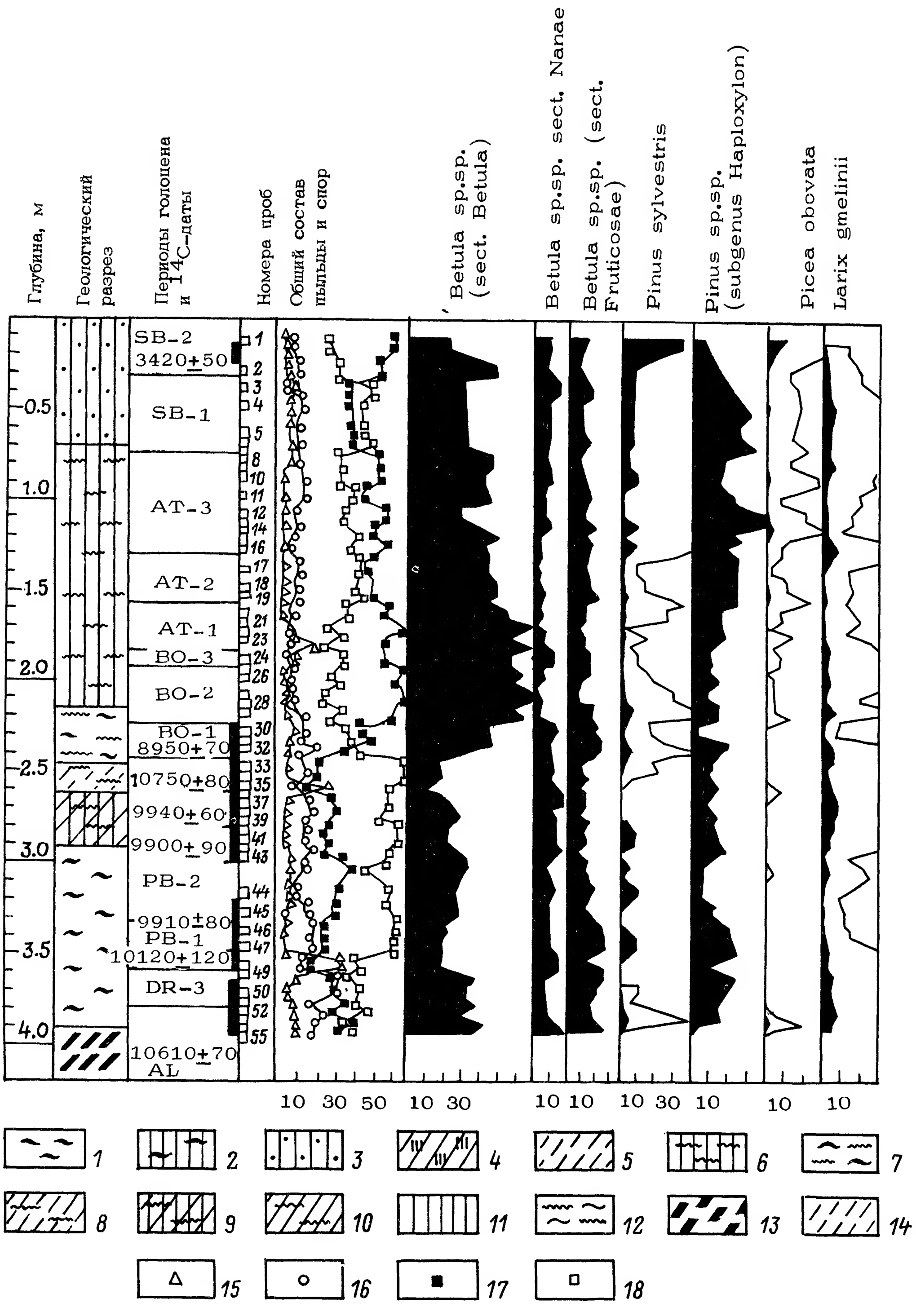


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза болотного массива «Суоллах».

Торфы: *1* — сфагновый низинный, *2* — древесно-сфагновый низинный, *3* — древесный низинный, *4* — шейхцериевый низинный, *5* — гипновый низинный, *6* — древесный переходный, *7* — сфагновый переходный, *8* — гипновый переходный, *9* — древесно-сфагновый переходный, *10* — осоково-сфагновый переходный, *11* — древесный верховой, *12* — комплексный верховой, *13* — супесь. *14* — суглинок, *15* — споры, *16* — пыльца трав, *17* — пыльца деревьев, *18* — пыльца кустарников.

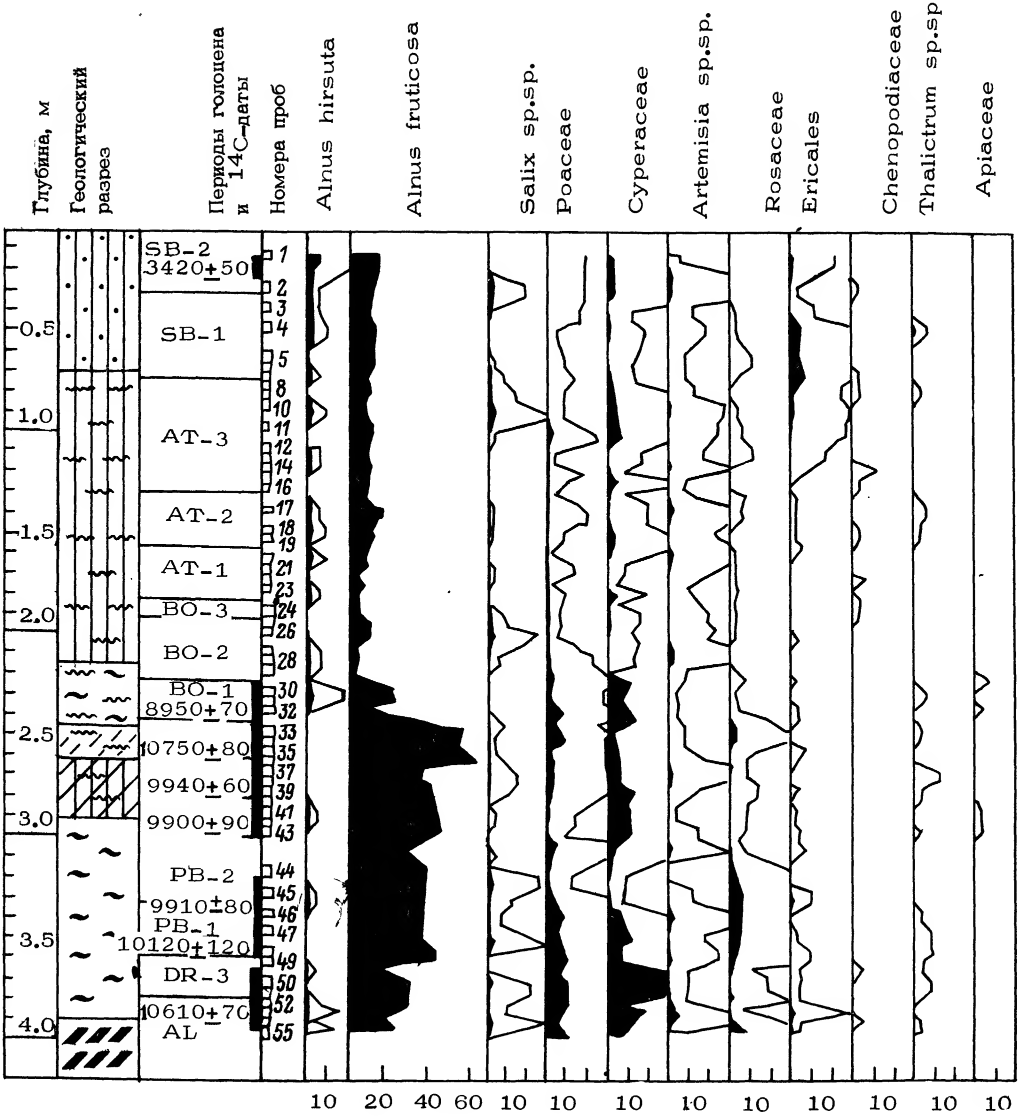


Рис. 2 (*продолжение*).

пыльцы из более древних, вероятно, плейстоценовых осадочных толщ свидетельствует и большое количество спор в спектрах (до 98 %). Что касается спорово-пыльцевых спектров голоценовых торфяников из Южной Якутии, то они не содержат такого большого количества спор (Нейштадт, 1951; Пряхин, Чернышева, 1963). Наши исследования это подтверждают.

Свидетельством переотложенности большей части пыльцы и спор служит также закономерная смена палинологических комплексов по мере нарастания поймы. В начале голоцена на месте стоянок шло очень быстрое накопление аллювия, в силу чего спорово-пыльцевые спектры формировались почти исключительно за счет переотложенных спор и пыльцы. В так называемых «ледниковых» спектрах пыльца, продуцируемая окружающей растительностью, составляет очень малую долю. По мере замедления процессов формирования высокой поймы в спектрах все меньшую роль играли приносимые водой пыльца и споры, так как на поверхность поймы успевало оседать все большее количество

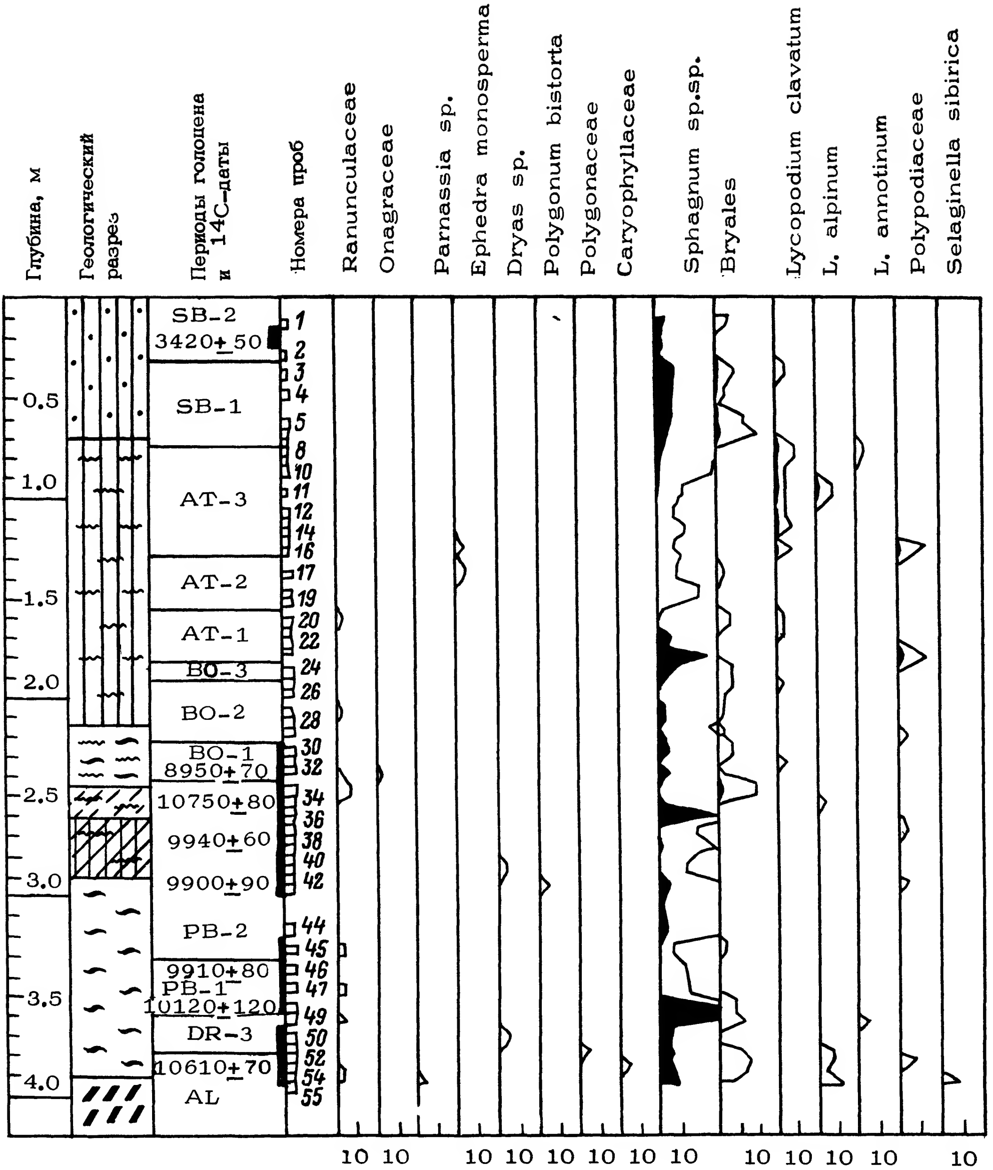


Рис. 2 (*продолжение*).

пыльцы и спор, продуцируемых окружающей растительностью. Так, на наш взгляд, формировались переходные, так называемые «перигляциальные» спектры. После 3000 лет назад нарастание поймы замедляется настолько, что в составе спектров начинает доминировать пыльца окружающей растительности. Поскольку процессы замедления нарастания поймы на месте расположения разных стоянок происходили не одновременно, то и пыльца, продуцируемая окружающей растительностью, начинала доминировать в спектрах в разное время (на стоянке Усть-Тимптон только в последние 200—300 лет).

Очевидно, что на формирование спорово-пыльцевых спектров пойменных отложений оказали влияние не только климатические, но и другие факторы, такие как количество и видовое разнообразие принесенных водой спор и пыльцы, неодинаковая устойчивость пыльцы и спор к разрушению, изменение скорости нарастания поймы и т. д. Поэтому спорово-пыльцевые спектры отложений, содержащие большое количество переотложенных пыльцы и спор, при реконструкциях растительности и климата следует использовать весьма осторожно.

В связи с изложенным выше определенную ясность в представлении об истории растительности и климата Южной Якутии в голоцене могут внести полученные нами палинологические и ^{14}C данные по двум разрезам озерно-болотных отложений на территории Чульмонского плато в междуречье рек Унгра и Якокит (рис. 1).

Материалы для этого исследования переданы нам Е. Н. Оспенниковым (МГУ). Торфяник «Дерпут» приурочен к неотектоническому блоковому понижению в верхней части долины р. Дерпут, притока р. Якокит (абсолютная высота 700 м). В 15 км западнее массива «Дерпут» на водораздельной седловине на абсолютной отметке около 800 м расположен торфяник «Суоллах». Основной фон растительного покрова на территории Алдано-Тимптонского междуречья образуют мохово-лишайниковые лиственничные (до 70 %) и сосновые леса с подлеском из *Betula divaricata, Alnus fruticosa, Pinus pumila.* В долинах рек встречаются чистые ельники из *Picea obovata* и заросли ольхи *Alnus hirsuta.* На торфяниках произрастают редкие и угнетенные деревья *Larix gmelinii* с *Betula exilis* в подлеске; в сплошном моховом покрове господствуют *Sphagnum fuscum, S. magellanicum, S. angustifolium.*

Поверхность болотного массива «Дерпут» (430 га) расчленена многочисленными вторичными термокарстовыми озерами. Шурф, пройденный на останцовом бугре, возвышающемся на 8—10 м над уровнем озер, вскрыл следующие сильнольдистые слои: 0—0.4 м, торф комплексный верховой, степень разложения (Р) 5 %; 0.4—0.65 м — осоково-сфагновый переходный, Р=20 %; 0.65—0.75 м — гипновый низинный, Р=16 %; 0.75—0.98 м — сфагновый низинный, Р=15 %; 0.98—1.80м — гипновый низинный, Р=20 %; 1.80—3.00 м — шейхцериевый низинный, Р=20 %; 3.00—3.25 м — древесно-сфагновый низинный, Р=40 %; 3.35—4.00 м — древесный низинный, Р=40 %; 4.00—4.40 м — сфагновый низинный, Р=30 %; 4.40—4.45 м — древесно-сфагновый низинный, Р=45 %; 4.45—5.00 м — суглинок серый, сильнольдистый; 5.00—5.40 м — супесь сизовато-серая, сильнольдистая.

Скважина, пробуренная на бугре пучения в болотном массиве «Суоллах» (15 га), вскрыла следующие слои торфа (общая мощность 3.95 м): 0—0.70 м — древесный верховой, Р=37 %; 0.70—2.15 м — древесный переходный, Р=40 %; 2.15—2.45 м — сфагновый переходный, Р=15 %; 2.45—2.60 м — гипновый переходный, Р=25 %; 2.60—2.90 м — древесно-сфагновый переходный, Р=27 %; 2.90—3.95 м — сфагновый низинный, Р=17 %.

По разрезу «Суоллах» получено 8 радиоуглеродных дат и спорово-пыльцевая диаграмма, характеризующая этапы развития растительности от аллереда до середины суббореального периода голоцена (рис. 2); по разрезу «Дерпут» получено 6 радиоуглеродных дат и спорово-пыльцевая диаграмма, характеризующая развитие растительности от предбореального до конца суббореального периода (рис. 3). На основании полученных палинологических данных проведено определение количественных характеристик климата: средних температур года, июля и среднегодовой суммы осадков. Для палеоклиматических реконструкций использовался информационно-статистический метод, в основе которого лежит связь современных спорово-пыльцевых спектров с современными климатическими условиями (Климанов, 1976). Эта связь устанавливается с помощью информационно-логического анализа, предложенного Ю. Г. Пузаченко для изучения физико-географических явлений (Пузаченко, Мошкин, 1969).

Было установлено, что пыльца каждого таксона и ее процентное содержание в спектре несут определенную информацию о климатических характеристиках.

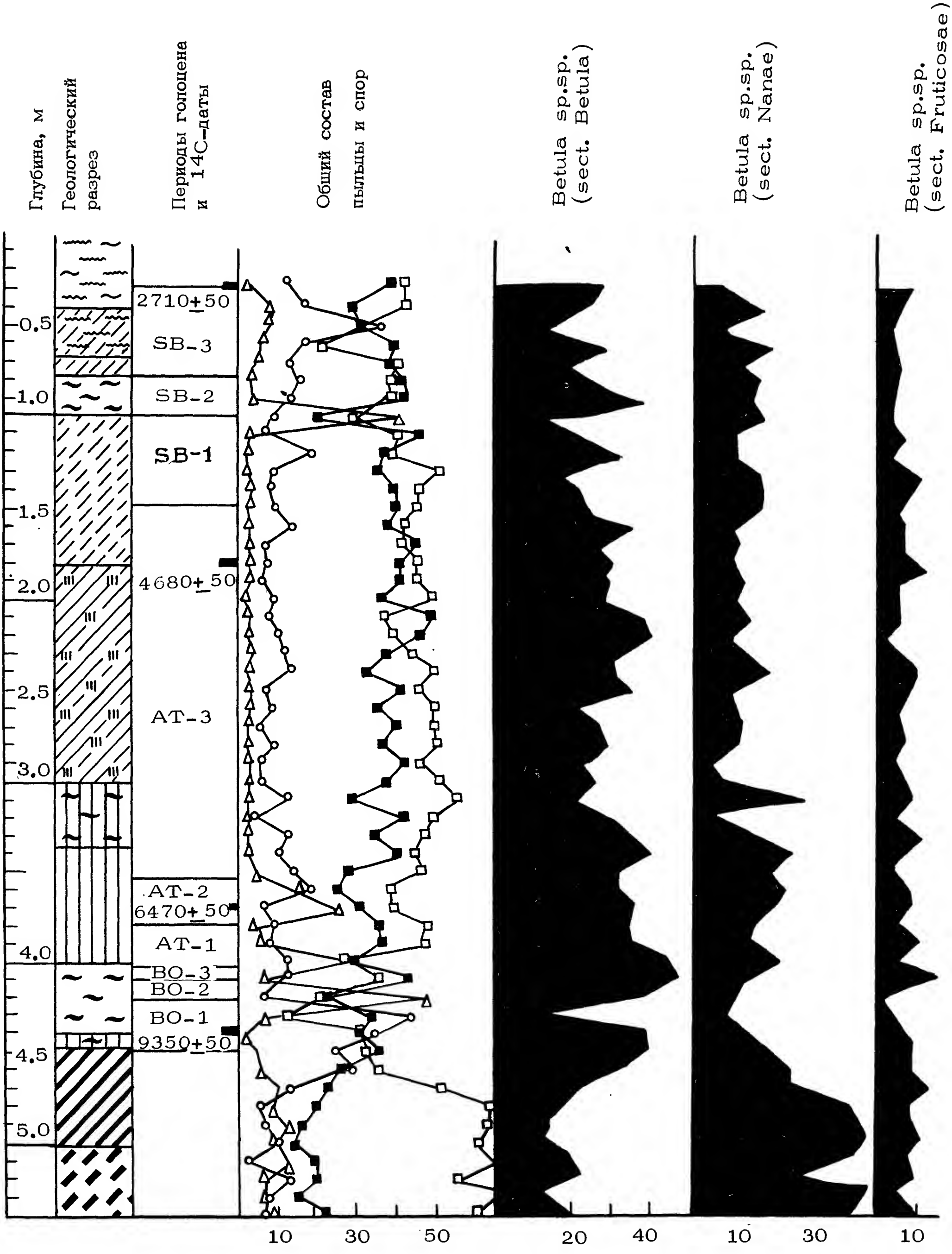


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза болотного массива «Дерпут».

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

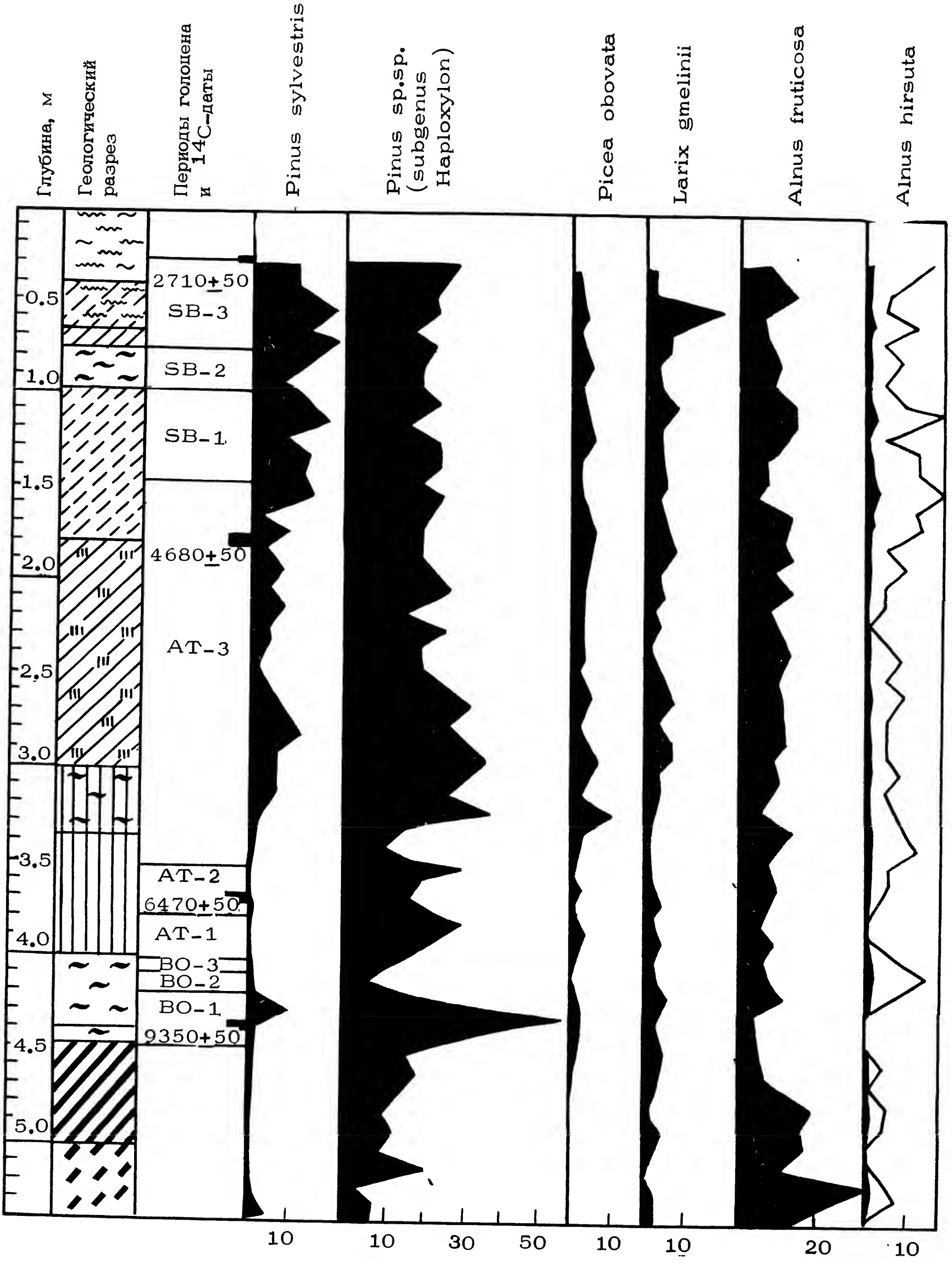


Рис. 3 (*продолжение*).

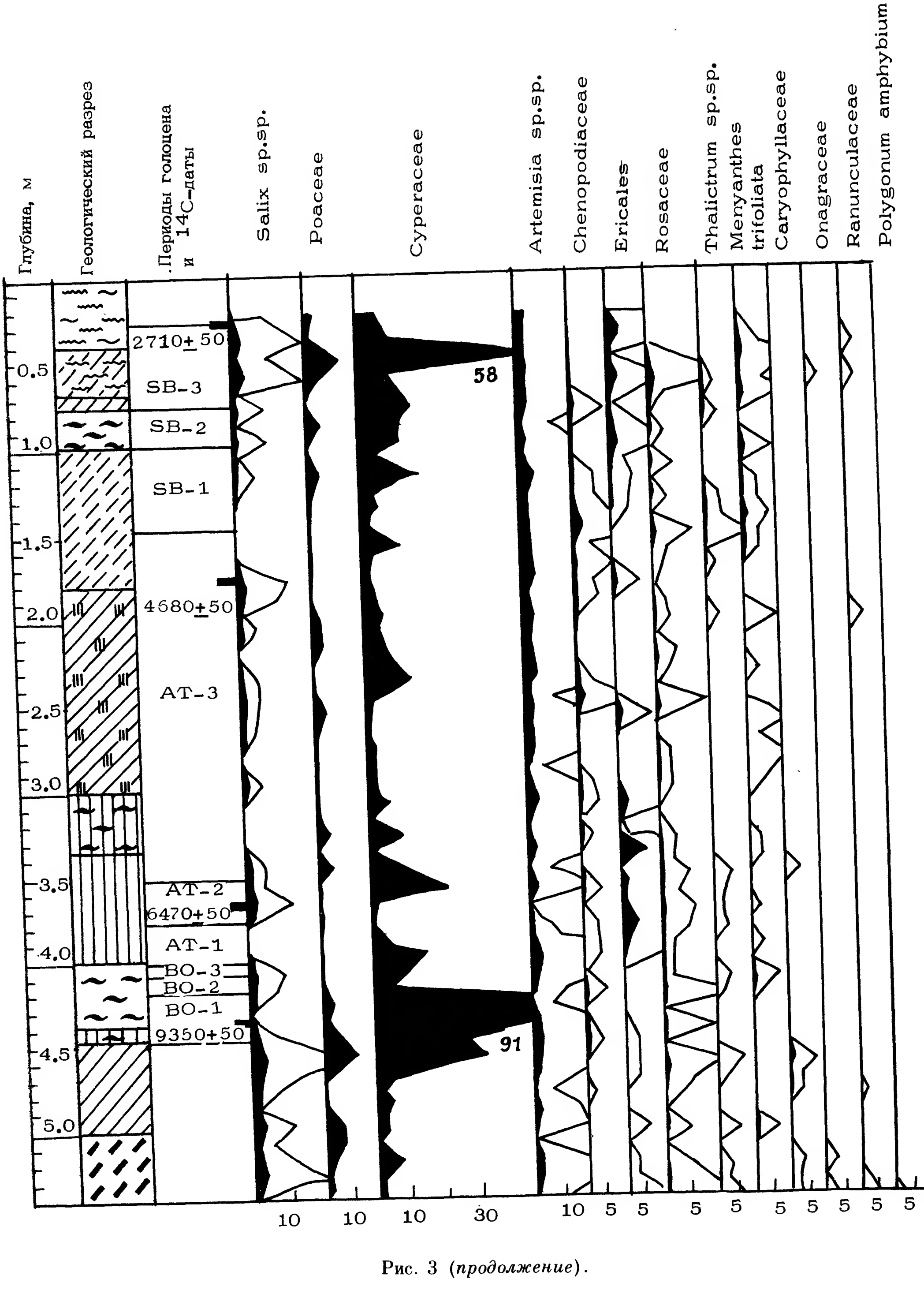


Рис. 3 (*продолжение*).

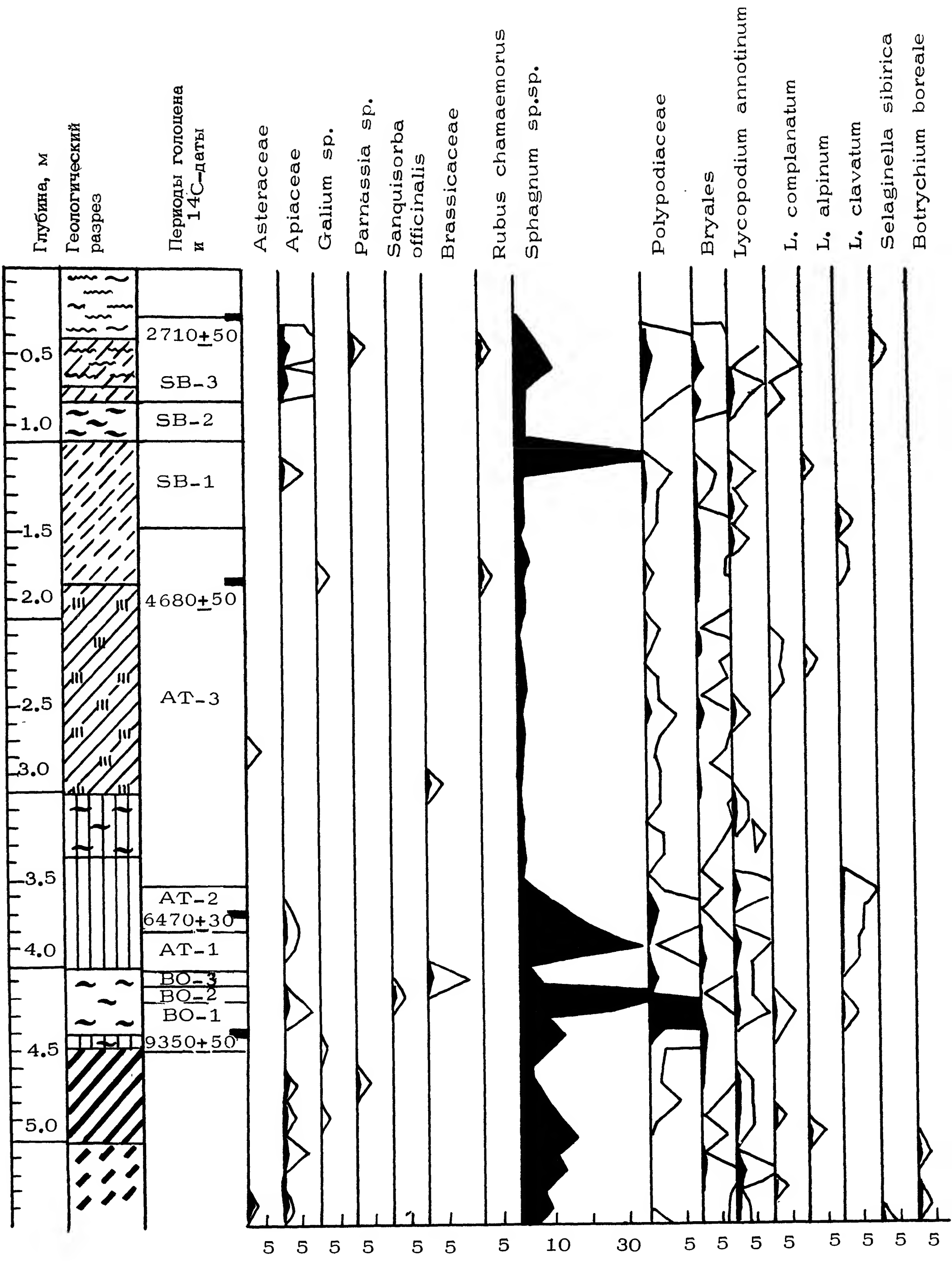


Рис. 3 (*продолжение*).

Были составлены специальные таблицы (Климанов, 1976), используя которые можно получить информацию от каждого компонента спорово-пыльцевого спектра по таким климатическим показателям, как средние температуры июля, января, года и среднегодовая сумма осадков. На основании этой методики определение средних температур января производится только до —34 °С. В районе же нашего исследования средние температуры января в настоящее время достигают —34 — —36 °С. В связи с этим дается только их возможная оценка.

Вышеназванные палеоклиматические характеристики реконструированы для каждого спорово-пыльцевого спектра. В целом полученные количественные характеристики температур и осадков по каждому из разрезов для определения периодов голоцена оказались сходными, некоторые различия, не превышающие 1°, могут быть связаны как с расположением торфяников на разных высотных уровнях, микроклиматом, рельефом, так и с ошибками реконструкций, которые составляют для средних температур июля и года ±0.6°, а для среднегодовых осадков ±25 мм. На основе палеоклиматических кривых, построенных по каждому из разрезов, и имеющихся радиоуглеродных датировок по обоим разрезам построены усредненные палеоклиматические кривые, привязанные к шкале времени (рис. 4). Для январских температур палеоклиматическая кривая из-за качественного характера реконструкций дается пунктиром.

Количественные характеристики климатических изменений на протяжении голоцена в исследованном районе приводятся в отклонениях от современных значений климатических показателей, так как в разных литературных источниках по современному климату они отличаются друг от друга. По данным «Климатического атласа СССР» (1960), в районе исследования средние температуры июля равны примерно 16 °, среднегодовая сумма осадков равна 450—550 мм; среднегодовые температуры равны —6 — —8° (Хромов, 1983).

К сожалению, на суббореально-субатлантическом рубеже накопление торфа на болотных массивах прекращается, поэтому изменения растительности и климата прослежены только до суббореального периода.

Реконструкции растительности и климата рассматриваются по периодам голоцена по возможности с привязкой к шкале абсолютного времени. Самые древние слои, датируемые аллередом и дриасом, обнаружены только в нижней части разреза «Суоллах»; для них получена ^{14}С дата 10 610±70 лет назад (ГИН-4363). Очагами заболачивания, начавшегося в аллереде, были небольшие озера, образовавшиеся в водораздельной седловине при деградации горно-долинного ледника (данные Оспенникова). В составе спорово-пыльцевых спектров аллереда доминирует пыльца берез и ольхи кустарниковой. Незначительное содержание пыльцы лиственницы не отражает действительного участия этой породы в древостоях. Этот вывод подтверждает сделанные нами анализы субрецентных проб, отобранных в лиственничных лесах в бассейне среднего течения р. Вилюй и в низовьях р. Яна, а также данные других исследователей (Ваською, 1957; Попова, 1961; Гитерман, 1963; Саввинова, 1975а, б; Томская, 1981; Украинцева, 1981). По-видимому, в окрестностях торфяника существовали редкостойные лиственничники с примесью березы и большим участием ольхи кустарниковой, кустарниковых видов берез и кедрового стланика в подлеске. Незначительное присутствие пыльцы ели и сосны говорит о том, что эти виды если и произрастали в районе, то находились в угнетенном состоянии. Присутствие пыльцы полыни в нижнем слое отложений свидетельствует о том, что небольшие остепненные участки также существовали в окрестностях торфяника, вероятно, на склонах южной экспозиции. Реконструируемые температуры были ниже современных на 0.5—1.0°, осадков выпадало меньше, чем в настоящее время, примерно на 25 мм.

В составе спорово-пыльцевых спектров дриасового возраста увеличивается содержание пыльцы трав, главным образом осоковых и злаковых, что свиде-

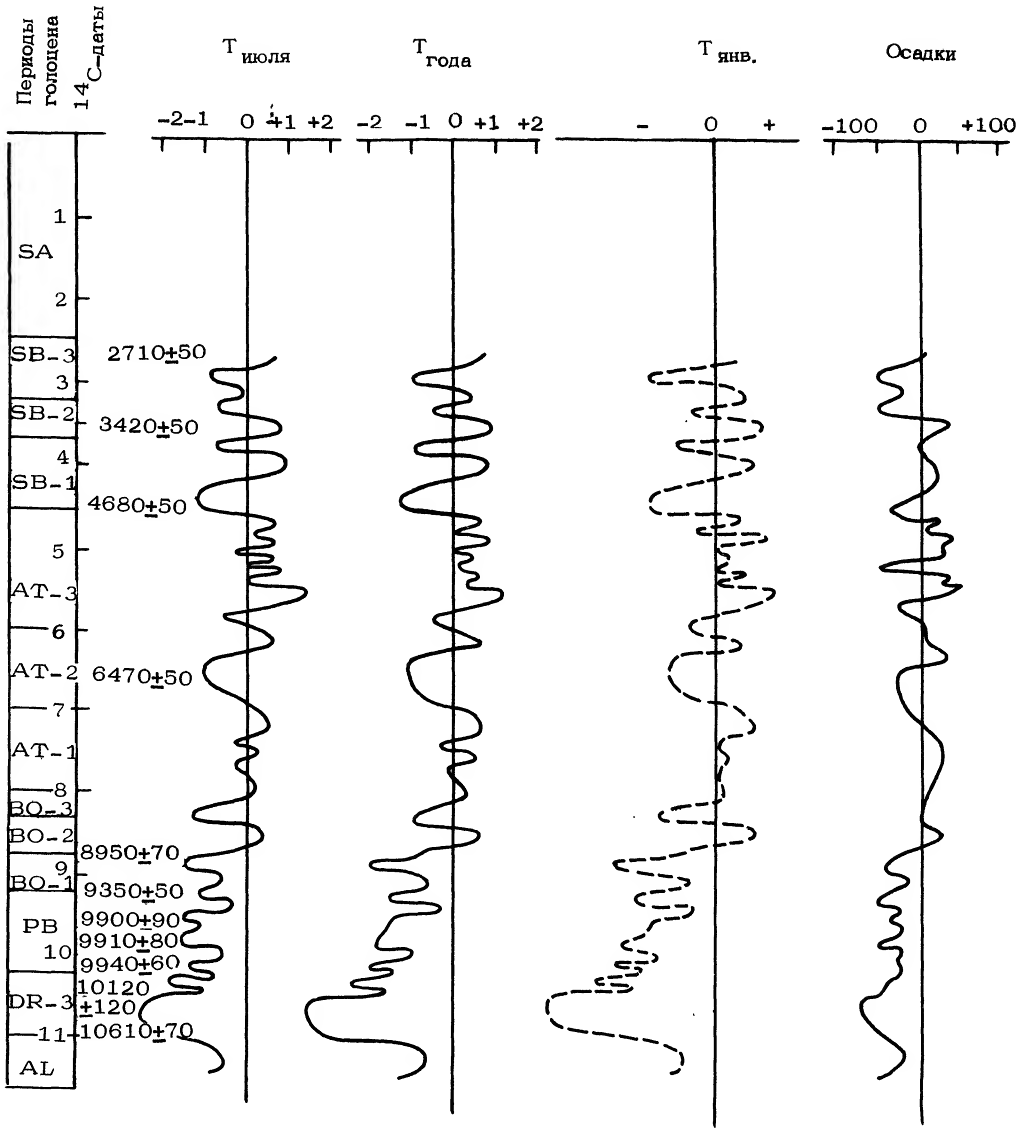


Рис. 4. Усредненные палеоклиматические кривые, построенные в шкале времени.

тельствует о частичной деградации лесной растительности и широком развитии травянистых ценозов. Климат позднего дриаса не был однородным, максимум холода отмечается в начале периода: средние температуры июля были ниже современных на 2—3°, года — на 3—4°, а января — на 4—5°. Осадков выпадало меньше, чем в настоящее время, примерно на 75 мм.

На границе послеледниковья и голоцена (около 10 300 лет назад) в составе спорово-пыльцевых спектров разреза «Суоллах» происходит резкое увеличение содержания пыльцы ольхи кустарниковой. Необходимо подчеркнуть, что субрецентные спорово-пыльцевые спектры с господством пыльцы *Alnus fruticosa* характерны для лиственничников севера Якутии, где ольха кустарниковая образует второй ярус. В отложениях предбореального времени как в разрезе «Суоллах», так и в разрезе «Дерпут» пыльца *Alnus fruticosa* доминирует.

В предбореальное время на месте торфяника «Дерпут» существовал водоем, образовавшийся при таянии глыб мертвого льда горно-долинного верхнеплейстоценового ледника, в котором откладывались озерные суглинки и супеси. Судя по составу спорово-пыльцевых спектров, берега озера в это время были сильно заболочены, о чем свидетельствует господство пыльцы осоковых и спор сфагновых мхов. Обширные пространства занимали ерниковые заросли из видов *Betula* sect. *Nanae* и sect. *Fruticosae.* Основной же фон растительности составляли лиственничные леса с участием *Betula platyphylla.* В их подлеске произрастали *Alnus fruticosa, Pinus pumila*, а также, вероятно, *Betula divaricata.* В окрестностях торфяника «Суоллах» ерники не занимали больших площадей. Основной фон в растительном покрове составляли лиственничные леса с ольхой кустарниковой и кедровым стлаником в подлеске, но с меньшим участием берез. Две радиоуглеродные даты, полученные по разрезу «Суоллах», —10 120±120 лет назад (ГИН-4362) и 9919±80 лет назад (ГИН-4361) — фиксируют максимум раннепредбореального потепления (PB-1), наступившего около 10 000 лет назад. Средние температуры июля в это время были ниже современных на 0.5°, года — на 1°, а января, возможно, на 1.5°; осадков выпадало меньше, чем теперь, примерно на 25 мм.

Необходимо отметить тот факт, что для отложений предбореального периода по разрезу «Суоллах» получена серия близких радиоуглеродных дат — 9910±80 лет назад (ГИН-4361), 9900±90 лет назад (ГИН-4359), 9940±60 лет назад (ГИН-4358), а для отложений рубежа предбореального и бореального периодов получена инверсионная дата 10 750±80 лет назад (ГИН-4357). Такие серии аномальных дат для временного интервала 9500—12 000 лет назад известны и для других районов Сибири. Предполагаемая причина подобных аномалий — быстрое обогащение атмосферы Земли на рубеже голоцена и позднеледниковья углекислым газом, лишенным ^{14}C (Мелекесцев и др., 1986).

Из-за аномальности радиоуглеродных дат говорить о временно́й привязке похолоданий и потеплений, выделяемых в предбореальном периоде, можно лишь предположительно. После раннепредбореального потепления происходит заметное похолодание, средние июльские температуры которого были ниже современных на 1.5°, года — примерно на 2°, января — по-видимому, на 2—3°. Осадков выпадало меньше примерно на 50 мм. В конце предбореального периода, вероятно, около 9600 лет назад, отмечается потепление, температурные показатели которого были ниже современных примерно на 0.5°, а осадков выпадало меньше на 25 мм. На границе предбореального и бореального периодов отмечается кратковременное похолодание.

Предбореально-бореальный рубеж отчетливо прослеживается по резкому уменьшению содержания пыльцы ольхи кустарниковой в спорово-пыльцевых спектрах разреза «Суоллах» (рис. 2) и резкому уменьшению пыльцы *Alnus fruticosa* и видов *Betula* sect. *Nanae* в спектрах разреза «Дерпут» (рис. 3). Послеледниковый водоем, существовавший на месте торфяника «Дерпут» в предбореальное время, окончательно высыхает, и на его месте формируется заболоченный лиственнично-березовый лес, о чем свидетельствует слой древесно-сфагнового низинного торфа. Радиоуглеродный анализ древесины дал возраст 8650±60 лет назад (ГИН-2914б), торфа — 9350±90 лет назад (ГИН-2941а). Слои торфа, отложившегося в начале бореального периода в разрезе «Суоллах», имеют ^{14}C возраст 8950±70 лет назад (ГИН-4356).

В составе спорово-пыльцевых спектров бореального периода господствует пыльца древовидных берез (sect. *Betula*, по-видимому, *Betula platyphylla*). Это свидетельствует о широком распространении лиственнично-березовых лесов, в подлеске которых ольха кустарниковая почти отсутствовала, а доминировали (как и в настоящее время) кедровый стланик, березы sect. *Nanae*, по-видимому, береза Миддендорфа. Ерниковые заросли сильно сократили свои площади, сохранившись, вероятно, лишь на поверхности болотных массивов. Присутствие пыльцы ели в спектрах говорит о некотором участии ели в древостоях. Около 9300 лет назад, в первое кратковременное потепление (ВО-1), все температурные показатели были ниже, чем теперь, на 0.5°, а годовое количество осадков близко к современному. В наступившее позже похолодание средние температуры июля были ниже современных примерно на 1.5°, года — на 2°, января, вероятно, — на 2—3°; осадков выпадало примерно на 50 мм меньше, чем в настоящее время. Второе бореальное потепление, или так называемый бореальный термический максимум, проявившийся на всей территории СССР около 8500 лет назад, было максимальным. Средние температуры июля были тогда выше современных примерно на 0.5°, года — на 0.5—1°, января, по-видимому, — на 1°; осадков выпадало больше, чем теперь, примерно на 25 мм.

В конце бореального периода отмечается значительное похолодание, которое коррелируется нами с новосанчуговским похолоданием (Кинд, 1974).

Бореально-атлантический рубеж выделяется по дальнейшему увеличению содержания пыльцы древесных пород в составе спорово-пыльцевых спектров. В растительности, как и в бореальном периоде, господствовали лиственничные леса с участием березы, в подлеске которых были представлены кедровый стланик и береза Миддендорфа. В первую треть атлантического периода отмечаются два потепления, максимальным из которых было более позднее. В это потепление средние температуры июля были выше современных на 0.5°, года — на 0.5—1°, января, по-видимому, — на 1°; годовое количество осадков было близко современному.

В слоях торфа, накопление которых происходило в середине атлантического периода (АТ-2), отмечаются уменьшение содержания пыльцы деревьев и увеличение содержания пыльцы кустарников. Путем радиоуглеродного анализа для торфа в разрезе «Дерпут» получена дата 6470±50 лет назад (ГИН-2915а), а для древесины из того же слоя — дата 5530±90 лет назад (ГИН-2915б). Основной фон растительности в это время составляли лиственничные леса с участием берез, однако заросли кустарников (ольха кустарниковая, кедровый стланик и виды *Betula* sect. *Nanae* и sect. *Fruticosae*) занимали значительно большие площади, чем в первой трети атлантического периода. Находки пыльцы эфедры и полыней в разрезе «Суоллах» говорят о сохранении с позднеледниковья остепненных участков, которые существовали и в более ранние периоды голоцена, но среднеатлантическое похолодание было для них особенно благоприятным. Все температурные показатели в это время были ниже современных примерно на 1°; осадков выпадало меньше, чем теперь, на 25—40 мм.

Отложения последней трети атлантического периода отчетливо выделяются по появлению значительных количеств пыльцы сосны и ели. На территории Центральной Якутии в слоях озерных сапропелей появление пыльцы сосны *Pinus sylvestris* происходит почти синхронно около 6000 лет назад (Хотинский, 1977; Андреев и др., 1989). О распространении сосновых лесов в Южной Якутии также около 6000 лет назад свидетельствуют палинологические данные и ^{14}С-даты, приведенные в работах Томской (Томская, Саввинова, 1970; Томская, 1975а, 1981) и в монографии «Археологические памятники Якутии» (Мочанов и др., 1983). Радиоуглеродные даты, полученные по разрезу «Дерпут»: 6470±50 лет назад (ГИН-2915а) и 4630±50 лет назад (ГИН-2917), дают основание утверждать, что сосновые леса получают распространение в междуречье Унгры и Якокита также около 6000 лет назад. Увеличение содержания пыльцы ели в спектрах свидетельствует о большом участии ели в древостоях в это время по сравнению с предыдущими периодами. Доминирующим типом растительности по-прежнему оставались лиственничные леса с кедровым стлаником и березой Миддендорфа в подлеске; в качестве примеси встречались береза, сосна и ель.

Последняя треть атлантического периода (климатический оптимум голоцена) была наиболее теплой и влажной, но при этом неоднородной. В первое (после среднеатлантического похолодания) потепление все температуры были выше современных на 0.5—1°; максимальное количество осадков проявилось несколько раньше максимума потепления и осадков было больше, чем теперь, на 25—50 мм. В максимум же потепления количество осадков не превышало современное. В наступившее затем похолодание температуры опустились ниже современных примерно на 0.5°, а количество осадков оставалось близким к современному. Уменьшение количества осадков произошло после экстремума этого похолодания, оно было меньше современного примерно на 25 мм. Следующее потепление является максимальным для голоцена в целом, оно датируется по всей территории СССР примерно 5500 лет назад. Средние температуры июля были выше современных примерно на 1.5°, года — на 1—1.5°, января, возможно, — на 1—2°; осадков было больше примерно на 50 мм. После этого максимального потепления до конца атлантического периода отмечаются 4 потепления с температурами выше современных примерно на 1°. Температуры разделяющих эти потепления похолоданий были близки современным. Изменения количеств осадков происходили однонаправленно с температурой, но в некоторые похолодания, например в первое позднеатлантическое, количество осадков было немного большим, чем в последнее потепление, для которого в разрезе «Дерпут» получена ^{14}C дата 4680±50 лет назад (ГИН-2917) (рис. 3).

Атлантико-суббореальный рубеж хорошо прослеживается по увеличению в спорово-пыльцевых спектрах содержания пыльцы кустарников (до 55 %). В отложениях первой трети суббореального периода пыльца кустарников доминирует, свидетельствуя об увеличении роли кустарников в растительности. Господствующим типом растительности были лиственничные леса с примесью березы и сосны. Участие ели в древостоях значительно снизилось. В подлеске по-прежнему господствовали заросли кедрового стланика, карликовых берез, ольхи кустарниковой.

Раннесуббореальное похолодание, прослеживаемое и по другим районам Северной Евразии, имеет возраст около 4500 лет назад. В это похолодание средние температуры июля были ниже современных на 1—1.5°, года — на 1.5—2°, января, видимо, — на 1.5—2°; осадков выпадало на 25—50 мм меньше, чем теперь. Наименьшее количество осадков было в начале этого похолодания. Около 4000 лет назад прослеживается потепление с температурами выше современных примерно на 1°, осадки близки к современным.

В торфянике «Суоллах» накопление торфа прекращается около 3200—3400 лет назад. Верхние слои торфа в разрезе «Суоллах» и одновозрастные ему слои в разрезе «Дерпут» содержат большие количества пыльцы деревьев видов *Betula* sect. *Betula*, сосны, ели, что свидетельствует о сокращении кустарниковых ценозов и улучшении климата. Радиоуглеродная дата 3420±50 лет назад (ГИН-4355), полученная для верхнего слоя торфа в разрезе «Суоллах», отмечает среднесуббореальное потепление (суббореальный климатический оптимум), прослеживаемое по всей территории Северной Евразии около 3500 лет назад. Все температурные показатели в это время были выше современных примерно на 1°, среднегодовая сумма осадков была выше современной примерно на 50 мм.

Судя по спорово-пыльцевым спектрам разреза «Дерпут» (рис. 3), в последнюю треть суббореального периода, как и в настоящее время, в окрестностях этого торфяника господствовали лиственничники с участием сосны и березы; ель присутствовала в очень незначительных количествах. В их подлеске доминировал кедровый стланик, береза Миддендорфа и ольха кустарниковая. Торфонакопление в районе этого разреза прекращается около 2500 лет назад; ^{14}C дата верхнего слоя торфа — 2710±50 лет назад (ГИН-2918). В последней трети суббореального периода выявляются два похолодания (более значительным из которых было второе, с температурами ниже современных на 1—1.5° и осадками ниже современных на 50 мм) и два незначительных потепления.

Заключение

Полученные нами новые палинологические данные и серия радиоуглеродных дат позволяют детально проследить изменения растительности и климата в верховьях р. Алдана от позднеледниковья до конца суббореального периода голоцена и решить, таким образом, некоторые вопросы палеогеографии голоцена Южной Якутии.[1]

Необходимо отметить принципиальное сходство выявленных нами этапов в развитии растительности и климата с фазами развития лесной растительности, установленными Нейштадтом (1951), хотя ^{14}C датировки позволили уточнить хронологию ландшафтно-климатических изменений в Южной Якутии, предложенную Нейштадтом. Так, к древнеголоценовой фазе относятся не только позднеледниковые лиственнично-березовые редколесья лесотундрового типа, но и лиственнично-березовые леса северотаежного типа с господством ольхи кустарниковой в подлеске, произраставшие в предбореальном периоде. Вторая фаза совпадает с бореальным периодом и первой половиной атлантического времени. Третья и четвертая фазы соответствуют последней трети атлантического периода (климатический оптимум голоцена) и первой половине суббореального периода. Пятая фаза относится к концу суббореального и субатлантическому периодам голоцена.

Развитие растительности шло от лиственнично-березовых редколесий лесотундрового типа с кедровым стлаником, ольхой кустарниковой, кустарниковыми и карликовыми березами в подлеске, господствовавших в послеледниковье, к современным лиственничным и сосновым лесам с участием березы и ели.

В позднеледниковье и отчасти в предбореальном периоде были довольно широко распространены ерники, но уже в предбореальном периоде их площади значительно сократились, сохранившись, по-видимому, лишь на сырых, пониженных участках рельефа.

В последующее предбореальное время получают распространение лиственничники северотаежного типа с большим участием ольхи кустарниковой и кедрового стланика в подлеске. Становление лиственничников современного типа происходит только в бореальном периоде. Видимо, в это же время в поймах и на хорошо дренированных почвах появляются участки чистых ельников, наибольшее развитие получившие в атлантический период, особенно в последней его трети.

Сосновые леса появляются только около 6000 лет назад, как и в Центральной Якутии, и с этого времени преобладают на сухих песчаных почвах, на склонах южной экспозиции. На суглинистых почвах по-прежнему господствуют лиственничники, часто с участием березы, сосны, реже ели.

Травянистые ценозы с участием степных и лугово-степных растений (полыни, эфедра односемянная, маревые, василистник и др.) никогда не занимали значительных площадей, встречаясь, по-видимому, как и сейчас, на очень сухих, хорошо прогреваемых местах (склоны южной экспозиции). В более сухие периоды голоцена (середина атлантического периода) отмечается некоторое увеличение встречаемости пыльцы степных растений, что отражает, вероятно, увеличение занимаемых ими площадей.

На протяжении позднеледниковья и голоцена происходили неоднократные изменения климата. От позднеледниковья до климатического оптимума прослеживается общая тенденция к потеплению. После оптимума отмечаются неоднократные изменения климата, однако в связи с отсутствием данных для субатлантического периода общая тенденция прослеживается слабо.

---

[1] В настоящее время мы не можем безусловно утверждать (ни один из используемых палинологами методов (статистических) не позволяет этого сделать), вызваны ли изменения спектров сукцессионной динамикой растительности при неизменном климате или же сукцессионными процессами, вызванными изменениями климата. Мы считаем климат определяющим фактором изменений растительности в исследуемом районе в течение голоцена. Косвенным подтверждением наших выводов является сходный характер климатических колебаний в других районах Северной Евразии, прежде всего в Центральной Якутии (Андреев и др., 1989).

Климат позднего дриаса, как и голоцена в целом, характеризуется неоднократными колебаниями. Так, для позднего дриаса установлены по крайней мере 2 похолодания и 1 потепление, предбореального периода — 3 и 3, бореального — 2 и 2, атлантического — 8 и 7, суббореального — 4 и 4 соответственно. Колебания климата были разными и по амплитуде, и по продолжительности, что еще раз подтверждает их квазипериодичность (Климанов, Хотинский, 1986).

В первой половине голоцена осадки изменялись синхронно с температурами: при повышении температур увеличивалось годовое количество осадков. Во второй половине голоцена экстремумы осадков находились между экстремумами потеплений и похолоданий, что можно связать с особенностями циркуляции атмосферы в разные периоды голоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алабышев В. В. О находке пыльцы дуба в торфяниках Центральной Якутии в связи с их характеристикой // Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода. 1932. Т. 2. С. 185—213. — *Андреев А. А., Климанов В. А., Сулержицкий Л. Д., Хотинский Н. А.* Хронология ландшафтно-климатических изменений Центральной Якутии в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 116—121. — *Васьковский А. П.* Спорово-пыльцевые спектры растительных сообществ крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1957. Вып. 11. С. 130—178. — *Гитерман Р. Е.* Этапы развития четвертичной растительности Якутии и их значение для стратиграфии // Тр. ГИН АН СССР. 1963. Вып. 78. 192 с. — *Кинд Н. В.* Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. М.: Наука, 1974. 255 с. — *Климанов В. А.* К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1976. № 2. С. 92—98. — *Климанов В. А., Хотинский Н. А.* Цикличность и квазипериодичность климатических изменений в голоцене // Корреляция отложений, событий и процессов антропогена. Кишинев, 1986. С. 138—139. — *Климатический* атлас СССР. М.: Гидрометеоиздат, 1960. Т. 1. 365 с. — *Коржевин В. С.* Растительность долины р. Алдана // Тр. Совета по изуч. производ. сил. Сер. Якутская. 1934. Вып. 16. С. 133—162. — *Кузин П. С.* Классификация рек и гидрологическое районирование СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1960. 226 с. — *Мелекесцев И. В., Семенцов А. А., Сулержицкий Л. Д.* О возможной причине температурного оптимума голоцена // ДАН СССР. 1986. Т. 289, № 5. С. 1199—1202. — *Мочанов Ю. А., Саввинова Г. М.* Природная сфера обитания человека в эпоху камня и редких металлов Якутии (по материалам археологических памятников) // Новое в археологии Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1980. Вып. 3. С. 14—27. — *Мочанов Ю. А., Федосеева С. А., Алексеев А. Н.* и др. Археологические памятники Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 392 с. — *Нейштадт М. И.* К истории лесов южной части Сибири в голоцене // Пробл. физ. географии. 1951. Вып. 16. С. 133—151. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 403 с. — *Попова А. И.* О спорово-пыльцевых спектрах современных растительных сообществ Центральной Якутии // Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 3—6. — *Пряхин А. И., Чернышева М. Б.* Новое об аллювии верхнего Алдана // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 1963. № 6. С. 42—52. — *Пузаченко Ю. Г., Мошкин Л. В.* Информационно-логический анализ в медико-биологических исследованиях // Медицинская география. ВИНИТИ, 1969. Вып. 3. С. 5—74. — *Рыбакова Н. О., Чернышева М. Б.* Новые данные о голоценовой флоре Якутии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54. Вып. 4. С. 125—131. — *Саввинова Г. М.* Спорово-пыльцевые спектры различных травянистых ассоциаций Центральной Якутии // Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1975а. С. 49—73. — *Саввинова Г. М.* Спорово-пыльцевые спектры современной тундры Северо-Востока Якутии // Стратиграфия, палеонтология и литология осадочных формаций Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1975б. С. 165—172. — *Саввинова Г. М.* Палеогеография стоянки Тумулур // Археология, этнография, источниковедение. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1979. С. 44—45. — *Томская А. И.* Палинология голоцена Якутии // Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1975а. С. 73—97. — *Томская А. И.* Спорово-пыльцевые спектры голоценовых отложений стоянки Сумнагин-1 // Якутия и ее соседи в древности. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1975б. С. 50—52. — *Томская А. И.* Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 1981. 221 с. — *Томская А. И., Саввинова Г. М.* Палинологическая характеристика отложений многослойной стоянки Белькачи-1 (по материалам 1966—1968 гг.) // По следам древних культур Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1970. С. 32—33. — *Томская А. И., Саввинова Г. М.* Спорово-пыльцевые спектры отложений долины р. Алдана, включающих палеолитические памятники // Якутия и ее соседи в древности. Якутск: Якутск. книжн. изд-во, 1975. С. 31—37. — *Украинцева В. В.* Природная среда и условия гибели мамонтенка // Магаданский мамонтенок. Л.: Наука, 1981. С. 254—261. — *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с. — *Хромов С. П.* Метеорология и климатология для географических факультетов. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 455 с.

Институт географии,
Москва.

Получено 5 VII 1988.

SUMMARY

The data on dynamics of vegetation and climatic changes in late postglacial period are presented based on palinological and ^{14}C study of the two peat-bogs of the Southern Yakutia. It is shown that the development of vegetation proceeded from the thin larch forests of forest-tundra type with admixture of birch-trees (the section *Betula*) and with undergrowth of shrub alder, *Pinus pumila* and birch from section *Nanae* toward the modern larch and pine forests. Repeated changes in climate during postglacial period and Holocene have occurred and the climatic optimum of Holocene coincides with the end of the Atlantic period (4500—6000 years ago).

УДК 581.5(084.3-17)

© 1991 г.

И. Т. Федорова, Е. А. Волкова

НОВАЯ КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ МИРА

I. T. FYODOROVA, E. A. VOLKOVA. THE NEW MAP OF THE VEGETATION OF THE WORLD

В статье рассматриваются подходы к составлению новой карты растительности мира, приводятся в сокращенном виде легенда к ней, а также наиболее крупные картографические и литературные источники, используемые при создании карты.

В настоящее время Институтом географии АН СССР подготавливается к изданию новый атлас «Природная среда и естественные ресурсы мира». Карты растительности материков и мира для этого атласа составлены в лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института АН СССР. В основу новых карт положены картографические и литературные источники, изданные за последние 25 лет, т. е. с момента выхода в свет в 1964 году «Физико-географического атласа мира (ФГАМ)».

За эти годы значительно возросла флористическая и ботанико-географическая изученность различных регионов Земного шара. Опубликованы многочисленные разномасштабные карты растительности, разработаны новые и усовершенствованы существующие классификации растительности. Эти новейшие материалы и достижения, отражающие уровень развития ботанико-географической науки на современном этапе, были использованы при составлении карт растительности материков и мира в целом.

Характеризуемая карта растительности мира разработана авторами этой статьи на основе макетов карт растительности отдельных материков, авторами которых являются: С. А. Грибова (Европа), Е. А. Волкова (Азия), И. Т. Федорова (Африка), С. С. Холод (Северная Америка), И. Н. Сафронова и В. Н. Храмцов (Южная Америка), Г. Н. Огуреева (Австралия).

Новая обзорная карта растительности мира м. 1 : 60 000 000 отражает макроструктуру растительного покрова, связанную с дифференциацией природной среды на планетарном уровне. Она выявляет закономерности зонального расчленения растительного покрова на равнинной территории и высотно-поясного — в горах, а также раскрывает региональные особенности растительности, обусловленные различной степенью континентальности—океаничности климата при движении от окраин в глубь континента и связанные с историей формирования растительного покрова. На карте показан восстановленный растительный покров, представленный коренными (в отдельных случаях — длительноустойчивыми) типами, состав и структура которых зависят от современных климатических и эдафических условий.

Все существующее разнообразие растительности Земного шара отражено в легенде к новой карте с помощью многоступенчатой иерархической системы подзаголовков. При установлении подразделений различного уровня использовались разные признаки растительности, а также эколого-географические критерии в зависимости от ранга выделяемого подразделения.

На самом высоком ранге проведена дифференциация растительности обоих полушарий на такие крупные ботанико-географические и флористические подразделения, как северная внетропическая, тропическая и южная внетропическая растительность, — как это сделано на карте растительности мира (Сочава, 1964)[1] в Физико-географическом атласе мира (ФГАМ). При дальнейшем разделении растительности использована ее важнейшая географическая закономерность — широтная зональность. На первом уровне зонального деления нами выделяются категории растительности, соответствующие биоклиматическим (или физико-географическим) поясам. Так, северная внетропическая растительность подразделяется на арктическую и субарктическую, бореальную, суббореальную, суббореально-субтропическую и субтропическую; тропическая — на собственно тропическую (муссонную) и субэкваториальную, а также экваториальную. Южная внетропическая растительность подразделяется на субтропическую, суббореально-субтропическую, суббореальную и субантарктическую. Эти подразделения в значительной степени сходны с выделяемыми географами поясами на ландшафтных картах (Исаченко, 1988; Исаченко, Шляпников, 1989).

Каждая из этих категорий включает совокупности зональных типов растительности, выделенных по господствующей экобиоморфе или группе близких экобиоморф (полярные пустыни и тундры, таежные леса, широколиственные леса и т. д.). Смены зональных типов растительности связаны также с изменениями гидротермических условий. При большой широтной протяженности зон в зависимости от структуры сообществ выделяются подзональные категории (например, таежные леса подразделены на северо-, средне-, южнотаежные и подтаежные), как это принято, например, на Карте растительности Европейской части СССР (Грибова и др., 1975).

Особо следует сказать о переходных (буферных) зонах. Растительность этих регионов мы выделяем в качестве самостоятельных категорий, равных по рангу зональным. Так, например, лесостепь, где луговые степи сочетаются с широколиственными или мелколиственными лесами, показывается как самостоятельное подразделение, а не включается в степную зону, как это принято на многих картах. Как самостоятельные зоны выделяются и полупустыни — как переход между степями и пустынями в умеренных широтах, а также между саваннами и пустынями в тропиках.

Внутри зональных и подзональных категорий растительности выделяются группы и классы формаций, свойственные определенным регионам. Эти региональные варианты зональных типов растительности и являются основными картируемыми единицами, отраженными на карте растительности мира.

Большое внимание в разработке концепции новой карты было уделено методике показа сложной по структуре горной растительности. Она выделяется в самостоятельный раздел в пределах каждого из биоклиматических поясов, причем впервые для карт такого масштаба достаточно дробно отражены закономерности высотной поясности растительности. В случае, если растительность отдельного высотного пояса может быть показана в масштабе карты, она находит отражение в легенде и на карте в качестве самостоятельной картируемой единицы (например, горные таежные леса, горные тундры). Для горных массивов, где пояса невозможно показать отдельными выделами, использованы такие территориальные единицы, как высотно-поясные ряды, объединяющие весь спектр поясов. При этом высотно-поясные ряды дифференцируются не только по набору входящих в них поясов, но и по зональному положению горных массивов, которое отражается в растительности нижней ступени высотно-поясного ряда. Например, в разделе суббореальной горной растительности выделены: широколиственные леса—темнохвойные леса—редколесья и субальпийские луга—альпийские луга (№ 24) и полупустыни—степи—фрагменты хвойных лесов—субальпийские луга—альпийские луга (№ 27).

---

[1] См. список источников в конце статьи.

Ниже приводится в сокращенном виде легенда к карте растительности мира. В полном варианте легенды в формулировках картируемых единиц указываются основные доминанты — виды, роды, иногда семейства, тогда как в кратком даны лишь их географические названия.

СЕВЕРНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Арктическая и субарктическая

I. Полярные пустыни и тундры.

1. Полярные пустыни: баренцевские, североземельские, гренландско-североканадские.
2. Арктические тундры: новоземельско-среднесибирские, восточносибирские гренландско-североканадские.
3. Типичные тундры: восточноевропейско-западносибирские, средне-восточносибирские, восточносибирско-чукотские, гренландско-североканадские.
4. Южные тундры: североприатлантические, восточноевропейско-западносибирские, среднесибирские, охотские, североканадские.

Горная растительность

5. Разреженные тундровые группировки; северосибирско-североканадские.

Бореально-субарктическая

II. Лесотундра.

6. Предтундровые редколесья: североприатлантические, североевропейские, сибирские, североканадские, берингийские.

Бореальная

III. Таежные леса.

7. Северотаежные леса: североевропейские, западносибирские, среднесибирские, восточносибирские, канадско-лабрадорские.
8. Среднетаежные леса: североевропейские, западносибирские, среднесибирские, средне-восточносибирские, канадские.
9. Южнотаежные леса: североевропейские, западносибирские, среднесибирские, дальневосточные, западноканадские, восточноканадские.
10. Подтаежные леса: среднеевропейские, приуральские, западносибирские, лаврентийские.

Горная растительность

11. Таежные леса: североприатлантические, аляскинские, восточно-притихоокеанские, северокордильерские.
12. Подгольцовые редколесья и стланики: среднесибирские, восточносибирские, западнопритихоокеанские.
13. Мелколиственные леса: камчатские.
14. Тундры: североприатлантические, североуральские, сибирские, аляскинские.
15. Высотно-поясный ряд: таежные леса — тундры (урало-сибирский, южносибирский, восточносибирско-дальневосточный).

Суббореальная

IV. Широколиственные (неморальные) леса.

16. Листопадные мезофитные: приатлантические, средне- и южноевропейские, восточноевропейские, маньчжурские, японские, североамериканские.

V. Лесостепи.

17. Луговые степи в сочетании с широколиственными и мелколиственными лесами: паннонские, восточноевропейские, приуральские, западносибирские, прихинганские, маньчжурские, южноканадские.

IV. Степи и прерии.

18. Разнотравно-дерновиннозлаковые; причерноморские, заволжско-северо-казахстанские, дауро-маньчжурские, североамериканские.
19. Типичные дерновиннозлаковые: причерноморские, заволжско-казахстанские монголо-северокитайские, западно-североамериканские, восточно-североамериканские.

VII. Полупустыни.

20. Полукустарничково-дерновиннозлаковые и дерновиннозлаково-полукустарничковые: прикаспийско-западноказахстанские, центрально-восточноказахстанские, северогобийские, восточногобийские, орегонские.

VIII. Пустыни.

21. Полукустарничковые, кустарниковые, полудревесные: западно-северотуранские, восточно-северотуранские, джунгарские, гобийские, алашань-ордосские, невадийские.

Горная растительность

22. Широколиственные (неморальные) леса: маньчжурско-северокорейские, японские.
23. Хвойно-широколиственные и хвойные леса: маньчжурские, орегонские, северокордильерские.
24. Высотно-поясный ряд: широколиственные леса—темнохвойные леса—редколесья и субальпийские луга—альпийские луга (альпийско-карпатский).
25. Высотно-поясный ряд: степи—широколиственные леса—темнохвойные и светлохвойные леса—редколесья и субальпийские луга—альпийские луга (северокавказский, южноуральский).
26. Высотно-поясный ряд: степи—кобрезиевники (хангайский, монголоалтайский).
27. Высотно-поясный ряд: полупустыни—степи—фрагменты темнохвойных лесов—субальпийские луга—альпийские луга (северотяньшаньский).

Суббореально-субтропическая

IX. Широколиственные листопадные леса с участием вечнозеленых элементов.

28. Мезофитные леса: восточнокитайские, южнокорейские.
29. Гемиксерофитные леса: северoприсредиземноморские, северо-восточнокитайские, североамериканские.

X. Степи с участием субтропических элементов.

30. Лесостепи, злаковые степи и прерии: северокитайские, Великих равнин, Центральных равнин, примиссисипские.

XI. Пустыни.

31. Полукустарничковые, кустарничковые, полудревесные, иногда с участием эфемеров и эфемероидов: западно-южнотуранские, южнотуранские.
32. Крайнеаридные: таримские, гобийские, кашгаро-бэйшаньские, алашаньские.

Горная растительность

33. Листопадные широколиственные леса с участием вечнозеленых элементов: западноприатлантические, аппалачские.
34. Высотно-поясный ряд: листопадные широколиственные леса с вечнозелеными элементами—неморальные широколиственные леса—хвойные леса—редколесья и субальпийские луга—альпийские луга (приатлантическо-западноприсредиземноморский, эвксинский) или высокогорные трагакантники (эльбурсский).
35. Высотно-поясный ряд: листопадные широколиственные с вечнозелеными элементами леса—неморальные леса—луговые степи и остепненные луга (крымский).
36. Высотно-поясный ряд: экспозиционная лесостепь—неморальные широколиственные леса (северокитайский).
37. Высотно-поясный ряд: пустыни—степи—неморальные леса—альпийские луга, местами трагакантники (восточнокавказский).
38. Высотно-поясный ряд: пустыни—саванноиды—арчевые редколесья—высокогорные степи—криофитные подушечники (гиндукуш-памиро-алайский).
39. Высотно-поясный ряд: пустыни—полупустыни—высокогорные степи—кобрезиевники—криофитные подушечники (южнотяньшанские).

Субтропическая

XII. Вечнозеленые жестколистные леса.

40. Влажные: юньнаньские, восточнокитайские, южнояпонские, западноприатлантические, примиссисипские, флоридские.
41. Летне-сухие: атлантико-западноприсредиземноморские, восточно-присредиземноморские, восточнопритихоокеанские, техасские.

XIII. Злаковники.

42. Злаковники с полукустарничками и кустарниками: южноприсредиземноморские, техасские.

XIV. Пустыни.

43. Полукустарничковые, кустарниковые, полудревесные с эфемерами и эфемероидами: сахаро-аравийские, северо-переднеазиатские, сирийско-иракские, аравийские, аризонские.

Горная растительность

44. Высотно-поясный ряд: вечнозеленые склерофильные леса и кустарники—листопадные леса—хвойные леса—редколесья (атласский, апеннинско-балканский, калифорнийский).
45. Высотно-поясный ряд: хвойные субтропические леса—вечнозеленые кустарники—альпийские луга (восточноприсредиземноморский, сино-тибетский).
46. Высотно-поясный ряд: степи—лесостепи—трагакантники (анатолийский, армяно-курдистанский).
47. Высотно-поясный ряд: пустыни—ксерофитные редколесья—сухие листопадные леса—трагакантники (загросский, афганский).

Высокогорная растительность (Тибет)

48. Пустыни и полупустыни.
49. Степи.
50. Кобрезиевники и криофитные подушечники.

Муссонная тропическая и субэкваториальная

XV. Влажные (дождевые) леса.

51. Вечнозеленые: мадагаскарские, южноиндийские, индокитайские, североавстралийские, восточноавстралийские, океанийские, центральноамериканские, восточнопритихоокеанские, западноприатлантические.

XVI. Переменновлажные леса, влажные саванны.

52. Полувечнозеленые и листопадные леса: центральноафриканские, западноиндийские, восточноиндийские, шриланкские, бенгальские, бирманские, индокитайские, северовьетнамско-южнокитайские, австралийские, центральноамериканские, колумбийско-венесуэльские, южнобразильские.
53. Влажные саванны: гвинейско-суданские, ангольские, западномадагаскарские, североавстралийские, центральноамериканско-антильские, флоридские, оринокские, гвианские, бразильские.

XVII. Сухие, частично склерофильные леса, редколесья, сухие саванны.

54. Листопадные леса: центральноафриканские, индийские, индокитайские, парагвайско-аргентинские.
55. Редколесья: анголо-мозамбикские, индокитайские, восточнославянские, бразильские, австралийские.
56. Саванны: суданские, кенийские, южноафриканские, мадагаскарские, ирано-пакистанские, североиндийские, центральноиндийские, индокитайские, австралийские.

XVIII. Опустыненные саванны.

57. Колючекустарниковые: сахело-аравийские, эфиопско-сомалийские, южноафриканские, южномадагаскарские, индийские, мексиканские, юкатанские.

XIX. Полупустыни.

58. Злаково-кустарниковые: центральноавстралийские.

XX. Пустыни (включая субтропико-тропические).

59. Кустарниковые, суккулентные: сахарские, сомалийские, приатлантическо-сахарские, анголо-намибийские, южноиранские, синдские, западноавстралийские, восточноавстралийские, мексиканские, восточнопритихоокеанские.
60. Крайнеаридные: сахарские, южноаравийские, центральносахарские.

Горная растительность

61. Вечнозеленые тропические леса: восточноафриканские, мадагаскарские, антильские, гвианские, восточнобразильские.
62. Высотно-поясный ряд: вечнозеленые и полувечнозеленые тропические леса—вечнозеленые субтропические леса—темнохвойные леса—редколесья—луга (восточногималайский, индокитайский).
63. Высотно-поясный ряд: полувечнозеленые тропические леса—ксерофитные субтропические леса—высокогорные ксерофитные кустарники, суккуленты (североандийский).
64. Высотно-поясный ряд: ксерофитные редколесья и кустарники—полувечнозеленые тропические леса—вечнозеленые субтропические леса—высокогорные ксерофитные кустарники и злаковники с фрагментами лугов (центральноамериканский, аргентинский).
65. Высотно-поясный ряд: саванны—сухие вечнозеленые леса—темнохвойные леса—редколесья—луга (западногималайский, мексиканский).
66. Высотно-поясный ряд: саванны—редколесья и кустарники—сухие вечнозеленые леса (эфиопский, островов Зеленого мыса, аравийский).
67. Высотно-поясный ряд: тропические пустыни—субтропические полупустыни (центральносахарский).

68. Высотно-поясный ряд: тропические пустыни—высокогорные пустыни (центральноандийский).

Экваториальная

XXI. Постоянновлажные леса.
69. Вечнозеленые леса (гилеи): гвинейско-конголезские, конголезские, малезийские, новогвинейские, амазонские, восточноамазонские.
70. Мангры.

Горная растительность

71. Высотно-поясный ряд: вечнозеленые тропические леса—вечнозеленые субтропические леса—умеренные (туманные) леса—эрикоидные низкорослые леса, фрагменты лугов (малезийский, новогвинейский, приамазонский).

ЮЖНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Субтропическая

XXII. Вечнозеленые и частично листопадные леса, редколесья и кустарники.
72. Постоянновлажные леса: юговосточноафриканские, восточноавстралийсконовозеландские, восточноавстралийско-тасманские.
73. Переменновлажные жестколистные леса и кустарники (средиземноморского типа): капские, югозападноавстралийские, южноавстралийские.
74. Сухие редколесья и кустарники: западноавстралийские, восточноавстралийские, аргентинские.
XXIII. Злаковники.
75. Сообщества высокорослых злаков: южноафриканские, восточноаргентинскоуругвайские.
XXIV. Полупустыни и пустыни.
76. Злаково-кустарниковые, кустарниковые, суккулентные: карру-южнонамибские, Калахари, южноавстралийские, Нулларбор, центральноаргентинские.

Горная растительность

77. Влажные вечнозеленые и частично листопадные леса: капские, южноавстралийские, южнобразильские.
78. Высотно-поясный ряд: влажные вечнозеленые леса—редколесья—верещатники и луга (австралийский).
79. Высотно-поясный ряд: склерофильные леса—хвойные леса средиземноморского типа (восточнопритихоокеанский).
80. Высотно-поясный ряд: ксерофитные редколесья и кустарники—ксерофитные леса и редколесья—фрагменты вечнозеленых субтропических и умеренных лесов (западноаргентинский).

Суббореально-субтропическая

XXV. Пустыни.
81. Кустарниковые и суккулентные: патагонские.

Горная растительность

82. Высотно-поясный ряд: вечнозеленые леса—вечнозеленые леса с участием листопадных пород — луга и подушковидные кустарники (западнотасманский, северопатагонских Анд).

Суббореальная

Горная растительность

83. Листопадные широколиственные леса с участием вечнозеленых элементов: южнопатагонских Анд.

Субантарктическая

XXVI. Лугово-болотная растительность.

84. Океанические луга и подушечники: Фолклендских островов и Огненной Земли.

В северном полушарии во всех секторах Евразиатского и Североамериканского континентов представлена арктическая и субарктическая растительность, включающая полярные пустыни и тундры, а также бореальная, характеризующаяся главным образом таежными лесами, сформированными видами родов *Picea, Pinus, Larix, Abies*. В растительном покрове как тундровой, так и таежной зоны четко проявляется внутризональная дифференциация, которая и отражена на карте растительности мира в соответствии с разработанной в отечественной картографии системой зонального деления этих типов растительности.

По мере увеличения запасов тепла бореальная растительность сменяется к югу суббореальной, которая, хотя и образует сплошной биоклиматический пояс на всех материках, однако отличается значительной неоднородностью в долготном направлении. Так, в приокеанических секторах распространены широколиственные (неморальные) леса, сформированные видами родов *Quercus, Tilia, Acer, Fraxinus, Fagus*, а в субконтинентальных и континентальных секторах материков представлены такие зональные типы, как лесостепи, степи и прерии, полупустыни, пустыни. На карте мира неморальные леса не разделены на подзональные категории, а показаны единой группой листопадных мезофитных лесов, поскольку в целом неморальные леса, связанные главным образом с субокеаническим и умеренным континентальным климатом, не проявляют столь отчетливой подзональной дифференциации, как граничащие с ними на севере бореальные леса (Грибова и др., 1975).

Подзональные подразделения в разделе суббореальной растительности показаны только для евразиатских степей и североамериканских прерий.

На карте и в легенде, как указывалось выше, самостоятельными выделами показаны полупустыни. Мы ни в коей мере не рассматриваем их в качестве самостоятельного типа растительности, а включаем в это понятие переходную полосу от степного типа растительности к пустынному, объединяя в нее опустыненные степи Казахстана, опустыненные и пустынные степи Центральной Азии, а также остепненные пустыни Казахстана и Центральной Азии.

Впервые на карте растительности мира выделена суббореально-субтропическая растительность, свойственная областям с климатом, переходным от бореального к субтропическому. В этот раздел входят три зональных категории растительности, приуроченных к различным по степени континентальности климата регионам: широколиственные листопадные леса; лесостепи, степи и прерии; пустыни. Широколиственные листопадные леса отличаются от неморальных лесов, помещенных в раздел суббореальной растительности, участием в их составе вечнозеленых видов деревьев и кустарников (из родов

Quercus, Laurus, Ruscus, Smilax и др.). Они подразделяются на два экологических варианта: мезофитные и гемиксерофитные леса. Первый характерен для восточного Китая и Южной Кореи, второй имеет более широкое распространение: северное присредиземноморье, северовосточный Китай, юго-восток Северной Америки. Суббореально-субтропические лесостепи, степи и прерии характеризуются участием в покрове, наряду со злаками умеренных широт, некоторых видов тропического происхождения (виды родов *Andropogon, Sporobolus* и др.).

Суббореально-субтропические пустыни характеризуются особым формационным составом и структурой сообществ, а также появлением своеобразных типов пустынь, несвойственных более северным широтам. Так, в южном Туране в отличие от северотуранских пустынь, рассматриваемых нами как суббореальные, большую роль начинают играть сообщества *Salsola gemmascens*, а также различные полынники, доминанты которых (*Artemisia kemrudica, A. diffusa*) принадлежат к группе *Artemisia herba-alba*, s. l., что роднит их с субтропическими пустынями Ирана и северной Аравии, где полынники из *Artemisia herba-alba* господствуют. В песчаных пустынях южного Турана велика роль синузии эфемероидов (*Carex physodes, C. pachystylis*), которая в субтропических пустынях становится доминирующей во всех типах пустынных сообществ.

К своеобразным типам суббореально-субтропических пустынь, формирование которых связано как с общеклиматическими (зональными), так и региональными особенностями территории, можно отнести малолетниковые (*Eremopyrum, Halocharis*) и слоевищные (водорослевые, лишайниковые) пустыни юго-западной Туркмении, а также абсолютные и крайнеаридные пустыни Центральной Азии, отличающиеся присутствием растительности только в сухих руслах, а при крайней степени аридизации климата — ее полным отсутствием.

Для растительности гор, пьедесталом которых являются суббореально-субтропические пустыни, характерен свой набор высотных поясов, отличный от такого для гор, расположенных севернее, в пределах суббореальных пустынь (например, № 38: пустыни—саванноиды—арчевые редколесья—высокогорные степи—криофитные подушечники, в отличие от № 27 легенды).

Субтропическая растительность северного полушария представлена вечнозелеными жестколистными лесами и кустарниковыми сообществами, среди которых выделяются влажные леса, широко распространенные в юго-восточной Азии (представленные видами родов *Phoebe, Machilus, Cinnamotomum, Quercus, Castanopsis*) и на юго-востоке североамериканского материка (с участием *Laurus nobilis, Smilax excelsa*), а также летне-сухие леса и редколесья, ареал которых охватывает главным образом Присредиземноморье (с участием *Quercus ilex, Q. coccifera, Q. suber, Ceratonia siliqua*). В субтропической растительности северного полушария выделены также злаковники и пустыни.

Субтропическую злаковую растительность мы не относим ни к степям, ни к псевдостепям, как это делают I.-L. Trochain (1955), А. И. Зубков (1964) и др. Вслед за Е. М. Лавренко (1956, 1980) и некоторыми зарубежными исследователями, среди которых H. Walter (Вальтер, 1968), мы считаем степь зональным типом растительности умеренных широт. Сообщества субтропических и тропических крупных дерновинных злаков, физиономически сходные со степными, но имеющие иные флористический состав и ритм развития, мы относим к злаковникам.

В группе типов тропической растительности мы выделяем собственно тропическую (муссонную) растительность, присоединяя к ней и субэкваториальную, находящуюся в условиях существования разных по длительности влажного и сухого периодов, которые и обусловливают в годовом цикле сезонную ритмику растений, а также экваториальную растительность, сезонная ритмика которой почти не выражена.

Зональные типологические категории тропической и субэкваториальной растительности обусловлены не столько термическим фактором, сколько режимом увлажнения, связанным с действием тропических муссонов, поэтому часто зональность проявляется не в широтном, а в меридиональном направлении. В зависимости от ритмики сезонного развития, определяемой характером увлажнения, выделяются влажные вечнозеленые леса (с небольшим участием листопадных пород), переменно-влажные листопадно-вечнозеленые леса и влажные саванны, встречающиеся к северу и югу от экватора и наиболее распространенные в пределах африканского континента. Последние являются в основном вторичными длительноустойчивыми на месте переменно-влажных лесов.

На всех известных нам картах растительности зональный влажный тропический лес (экваториальный и субэкваториальный) показан недифференцированно. Французский ботанико-географ A. Aubreville (1965) предложил и осуществил классификацию тропической растительности, в том числе и влажных тропических лесов Земного шара. В своей классификации он чаще всего основывался не на доминировании отдельных видов, поскольку это установить практически невозможно из-за полидоминантности лесов, а на доминировании определенных родов и семейств. Эта классификация тропических лесов, основывающаяся на флористических критериях, была использована нами при выделении региональных вариантов влажных тропических лесов. Например, среди влажных вечнозеленых лесов нами выделены: мадагаскарские, характеризующиеся господством видов семейств *Myristicaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Araliaceae* и др.; южноиндийские и индокитайские, отличающиеся преобладанием видов сем. *Dipterocarpaceae* и т. д.

По мере увеличения длительности сухого сезона в тропических широтах вечнозеленые леса сменяются листопадными, отчасти склерофильными лесами, а также редколесьями и сухими саваннами, которые часто являются вторичными длительноустойчивыми типами растительности. При возрастании засушливого периода сухие саванны сменяются опустыненными саваннами, а завершают этот ряд кустарниковые и суккулентные пустыни, занимающие огромные пространства в тропических широтах. Отличают их от внетропических пустынь флористическое своеобразие и разнообразие жизненных форм, в том числе суккулентов, среди которых характерны виды *Euphorbia* (в приатлантической Сахаре), многочисленные виды рода *Mesembryanthemum* (в пустыне туманов Намиб), виды *Agave*, *Ferocactus*, *Opuntia* (в мексиканских пустынях).

В североамериканских и аравийских тропических пустынях, кроме настоящих, выделены крайнеаридные пустыни с растительностью, сосредоточенной преимущественно в сухих руслах, и абсолютные пустыни, практически лишенные растительности из-за отсутствия осадков в течение ряда лет.

На большинстве известных карт растительности Африки сахарские субтропические пустыни резко отграничены от тропических. Однако нам представляется, что эта граница крайне условна и трудно установима ввиду отсутствия плакорной растительности в центральной части Сахары. Переход от тропических к субтропическим пустыням носит континуальный характер, в связи с чем субтропико-тропические пустыни, которые характеризуются элементами как голарктической, так и палеотропической флоры, мы объединяем вместе с тропическими.

Ряд зональных типов растительности внетропического пояса южного полушария более сжат, так как этот пояс охватывает только узкие части материков (Южная Америка, Африка, Австралия).

Южная субтропическая растительность представлена вечнозелеными и частично листопадными лесами, встречающимися главным образом в Австралии, Новой Зеландии, Капской области. Субтропические сухие листопадные леса и редколесья распространены в южной Америке (Аргентина), на юге африканского континента и в Австралии. В южных субтропических регионах ограниченные пространства занимают злаковники (южноафриканский Высокий Вельд и южноамериканская пампа) и пустыни (карру-южнонамибские и австралийские).

К суббореально-субтропической растительности мы относим патагонские кустарниковые и суккулентные пустыни.

Субантарктическая растительность представлена океаническими лугами и подушечниками на Фолклендских островах и в северо-восточной оконечности Огненной Земли.

Составленная карта растительности мира имеет важное научно-справочное значение, так как она обобщает новейшие достижения в изучении растительного покрова материков и мира в целом. Кроме того, эта карта позволяет по-новому оценить экологический потенциал растительных ресурсов Земного Шара. В настоящее время, когда проблема охраны биосферы должна рассматриваться не только на региональном, но и на планетарном уровне, эта карта приобретает и практическое значение.

Ниже приведены наиболее крупные картографические и литературные источники по растительности отдельных материков и мира в целом, которые синтезируют отдельные региональные материалы и представляют наибольший научный интерес.

Мир

Сочава В. Б. Карта растительности мира // Физико-географический атлас мира. М.: ГУГК, 1964. С. 66—67.

Schmithüsen I. Atlas zur Biogeographie. Mannheim-Wien-Zürich, 1976. 80 S.

Европа

Бондев И., Борхиди А., Гофман Г., Грибова С. А., Долуханов А. Г., Доница Н., Исаченко Т. И., Карамышева З. В., Лавренко Е. М., Липатова В. В., Матушкевич В., Михалко Я., Моравец Я., Нахуцришвили Г. Ш., Нейхейсл Р., Рыбничек К., Сафронова И. Н., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Шлютер Х., Юрковская Т. К. Карта растительности европейских стран-членов СЭВ. Общие положения, легенда // Геоботаническое картографирование, 1985. Л.: Наука, 1985. С. 7—34.

Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000 / Отв. ред. С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. М.: ГУГК, 1979.

Ozenda P., Noirfalise A., Tomaselli R., Trautmann W. Carte de la végétation des états membres du conseil de l'Europe. E. 1 : 3 000 000. Strasburg, 1979.

Quezel P., Barbero M. Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. E. 1 : 2 500 000. Feuille n1 : Mediterranée oriental / Ed. du Centre national de la recherche scientifique / Paris, 1985. 70 p.

Азия

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 3 000 000 / Отв. ред. Е. М. Лавренко, З. В. Карамышева. Национальный Атлас МНР. М.: ГУГК, 1990.

Карта растительности СССР. М. 1 : 16 000 000 // Географический Атлас СССР. М: ГУГК, 1983. С. 108—109.

Legris P. La végétation de l'Inde. Toulouse, 1963. 589 p.

Potential Natural Vegetation Map of Japan. S. 1 : 4 000 000 / Ed. A. Miyawaki, S. Okuda.

Tübinger Atlas des Vorderen Orients. Wiesbaden: Universität Tübingen, 1977—1989. (52 maps).

Vegetation map of China. S. 1 : 4 000 000 / Ed. H. Y. Hou. Peking: Cartographic Publ. House, 1979.

Zochary M. Geobotanical foundations of the Middle East. Vol. 1, 2. Stuttgart—Amsterdam, 1973. 739 p.

Северная Америка

Atlas of Hawaii / Ed. and Project dir. prof. R. Warwick Armstrong. 2nd ed. Honolulu: Dep. Geography Univ. Hawaii, 1983. 238 p.

Garsia de Miranda Enriqueta, Falcon de Gyves Zaida. Vegetacion. S. 1 : 10 000 000 / Nuevo atlas Porrua de la Republica Mexicana. 4th ed. Mexico, 1977. 197 p.

Küchler A. W. Vegetation. S. 1 : 7 500 000 // The national atlas of the United States of America. Washington, 1970. 417 p.

National atlas of Canada (F. A. B.). Ottawa, 14th ed. I, 1969—1972. 70 p.

Южная Америка

Hueck K. Vegetations Karte von Südamerica. M. 1 : 8 000 000. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1972. 70 S.

Hueck K., Siebert P. Vegetations Karte von Südamerika. M. 1 : 8 000 000. 2. Auflage. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1981. 90 S.

Африка

Atlas de Madagascar. Paris: Tananarive, 1969. 35 p.

Carte de la végétation de la région méditerranéenne. E. 1 : 5 000 000. UNESCO / FaO, Paris, 1969 (1970).

Knapp R. Die Vegetation von Afrika. Jena: Fischer, 1973. 626 S.

White F. Vegetation map of Africa. S. 1 : 5 000 000. Paris: UNESCO, 1981.

Австралия

Beard J. S. The vegetation of Western Australia. S. 1 : 3 000 000. Mapping branch for the conservation of forests. Government Printer, 1981.

Carnachan J. A. Natural vegetation. Map (S. 1 : 6 000 000) and commentary // Atlas of Australian resources. 2nd Ser. Canberra, 1976.

Kirkpatrick J. B., Dickinson K. J. M. Vegetation map of Tasmania. S. 1 : 5 000 000. Hobart: Forestry Comission Tasmania, 1984.

Newsome P. F. J. The vegetation cover of New Zealand // National water and soil conservation authority. Wellington North, 1987. N 112. 153 p.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальтер Г. Растительность Земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 551 с.; 1974. Т. 2. 423 с.; 1975. Т. 3. 428 с. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И., Карпенко А. С.* и др. Растительность европейской части СССР и Закавказья (Проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР») // Геоботаническое картографирование, 1975. Л.: Наука, 1975. С. 3—58. — *Зубков А. И.* Карта растительности Африки // Физико-географический Атлас Мира. М.: ГУГК, 1964. С. 130—131. — *Исаченко А. Г.* Система ландшафтов и содержание ландшафтной карты Мира // Изв. ВГО. 1988. Т. 120. Вып. 6. С. 489—501. — *Исаченко А. Г., Шляпников А. А.* Природа мира. Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 203—272. —

Aubréville A. Principes d'une systématique des formations végétales // Adansonia. 1965. Vol. 5. fasc. 2. P. 153—196. — *Trochain I.-L.* Nomenclature et classification des milieux végétaux en Afrique noire franfaise // Ann. Biol. 3 Serie. 1955. Vol. 31. fasc. 5—6. P. 317—334.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 III 1990.

SUMMARY

The new map of the vegetation of the world in 1 : 60 000 000 scale has been compiled on the base of new regional cartographic materials and publications. This map depicts natural (restored) vegetation cover as the indicator of modern ecological conditions. It has scientific-reference and practical importance for estimation of ecological potential of the vegetation resources.

УДК 581.526.425(470.2)
© 1991 г.

В. А. Смагин

БОЛОТНЫЕ БЕРЕЗНЯКИ И ЕВТРОФНЫЕ СОСНЯКИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РСФСР

V. A. SMAGIN. BIRCH FORESTS AND EUTROPHIC PINE FORESTS IN PEATLAND OF THE NORTH WESTERN PARTS OF THE RSFSR

На основании материалов, собранных за 10 лет работы Северо-Западной экспедиции БИН АН СССР, продолжается обзор болотных сообществ, характеризующихся малосомкнутым древесным ярусом. Рассмотрены 4 ассоциации болотных березняков, а также 2 ассоциации болотных сосняков, занимающие совершенно иные местообитания и характеризующиеся другим флористическим составом, чем рассмотренные ранее ассоциации Sphagnetum magno-pinosum и Sphagnetum betulo-pinosum.

Болотные березняки

Болотные березняки (*Betula pubescens*) нельзя назвать редкими сообществами, но больших площадей они, как правило, не занимают, и в литературе им уделялось сравнительно мало внимания. В начале века А. М. Каксом (1914) была выделена ассоциация Sphagnetum betulo-caricosum, общий фон в которой составляют *Betula pubescens* и *Carex lasiocarpa*, а обычными видами являются *Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Equisetum fluviatile, Peucedanum palustre, Naumburgia thyrsiflora*, ряд видов рода *Salix* и др. Моховой ярус сложен из *Sphagnum obtusum* и *S. fallax*, на кочках — из *Sphagnum magellanicum, S. centrale, S. angustifolium.* Одновременно М. М. Юрьев (1913) выделил асс. Sphagnetum betulosum, где древостой сложен из *Betula pubescens* с единичной примесью сосны, а в травяно-кустарничковом ярусе наряду с осоками, *Phragmites australis, Comarum palustre, Thelypteris palustris* отмечены *Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata, Ledum palustre.* Г. И. Ануфриев (1923) выделил асс. Betuletum sphagnosum, сообщества которой отличаются сомкнутым (0.5—0.6) древесным ярусом высотой 10 м, образованным березой и рассеянной *Alnus glutinosa*, в подлеске — ряд видов рода *Salix, Frangula alnus*, в травяном ярусе — *Carex lasiocarpa, Calamagrostis canescens, Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Peucedanum palustre, Calla palustris.* Моховой покров образован *Sphagnum girgensohnii* и *S. squarrosum.* Располагается эта ассоциация на маломощной торфяной залежи (0.1—0.3 м). И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928) описала ассоциацию Betula pubescens—Carex lasiocarpa—Sphagnum riparium, располагающуюся на окраинах болот, на торфяной залежи мощностью 0.35—1 м. Ею же (Богдановская-Гиенэф, 1926) на ключевых болотах бывш. Кингисеппского уезда описана асс. Betuleto-Cariceto-tereti-Sphagnosum с многочисленными представителями ключевой флоры в травяном и моховом ярусах. К. И. Солоневич (1934) в Северной Карелии описал ассоциацию Uliginisilvetum caespitosae-caricosum с древесным ярусом из *Betula pubescens* сомкнутостью 0.4—0.5 и высотой 10—15 м с травяным ярусом из *Carex caespitosa*, с крайне разреженным

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации болотных березняков и евтрофных сосняков

№ Синтаксона	Березняки							Сосняки			
	1			2	3		4	5	6		7
	$а_1$	$а_2$	б		а	б			а	б	
№ Описания	3	11	9	6	4	8	7	43	8	6	5
Древостой	Класс постоянства, средний состав										
Betula pubescens	V_8	V_8	V_7	V_8	V_8	V_8	V_9	V_3	V_1	V_1	V_2
Pinus sylvestris	—	IV_2	III_1	IV_1	III_1	—	IV_1	V_7	V_8	V_7	V_8
Picea abies	—	II+	IV_2	II+	III+	III+	II+	III+	IV_1	IV_1	II+
Alnus glutinosa	IV_2	II+	II+	III_1	—	IV_2	I+	Ч+	II+	IV_1	—
Виды	Класс постоянства и баллы проективного покрытия										
Д $1а_1$; 5; 6а											
Eriophorum vaginatum	II+	II+	II+	—	—	I+	I+	IV+	IV+	II+	I+
Chamaedaphne calyculata	V_1	II+	—	I+	—	I+	I+	V_1	V_1	IV_1	—
Andromeda polifolia	IV_1	—	—	—	—	—	I+	II+	IV_1	II+	I+
Vaccinium uliginosum	IV_1	—	—	—	—	—	I+	II+	II+	—	I+
Ledum palustre	IV+	—	—	I+	—	—	—	II+	II+	I+	—
Д 1; 5; 6а											
Sphagnum angustifolium	V_5	IV_4	III_2	—	—	—	—	IV_4	V_4	III_2	—
S. magellanicum	IV_2	IV_2	IV_1	—	—	—	—	V_2	III_3	II_1	I_1
Д 1—4											
Peucedanum palustre	IV+	I+	I+	V_1	—	V_1	II+	Ч+	II+	—	I+
Naumburgia thyrsiflora	—	I+	—	I+	II+	II+	II+	—	—	—	I+
Epilobium palustre	II+	++	I+	I+	IV+	II+	III+	—	III+	IV+	I+
Galium palustre	—	—	I+	III_1	I+	IV+	IV+	—	II+	II+	I+
Calamagrostis neglecta	IV+	II_1	I+	V_2	—	III_1	III_2	Ч+	—	—	I_1
Thelypteris palustris	IV_1	++	I+	III+	IV_1	IV_1	II_1	—	—	I_1	—
Д 2											
Sphagnum squarrosum	—	—	II_1	V_5	IV_4	—	II_1	—	—	—	—
Д $1а_2б$											
Vaccinium vitis-idaea	—	IV+	IV+	I+	—	—	—	II+	III+	III+	I+
V. myrtillus	—	II+	II_1	—	—	—	—	+	I+	—	—
Д 1б											
Calla palustris	—	++	IV_2	II+	—	I+	I+	—	—	—	—
Sphagnum riparium	—	++	V_5	—	—	—	—	—	—	—	—
Д 3; 4; 6; 7											
Carex appropinquata	—	—	—	II_1	IV_1	IV_2	IV_2	—	I+	II+	IV_2
Salix rosmarinifolia	IV_1	—	—	I+	IV+	V_1	IV_2	—	III_1	IV+	V_1
Betula humilis	IV_2	—	—	—	—	—	II_1	—	I+	V_1	III_2
Bryum pseudotriquetrum	—	—	—	—	V_2	II_1	II_1	—	I+	—	—
Climacium dendroides	—	—	—	—	—	III_2	II_1	—	—	—	II_1
Mnium rugicum	—	—	—	—	V_1	III_2	II_2	—	—	I+	IV_2
Helodium blandowii	—	—	—	—	II_1	II_1	II+	—	—	I_1	V_4
Д 3; 6											
Sphagnum warnstorfii	—	$+_1$	—	II_1	V_4	V_4	I_1	—	IV_2	V_5	II_1
Д 3а; 6; 7											
Epipactis palustris	—	—	—	—	V_1	—	I+	—	IV_1	V_1	V_1
Polygonum bistorta	—	++	—	—	IV_1	—	—	—	II_1	V_1	V_2
Eriophorum latifolium	—	—	—	—	IV+	—	II_1	—	III_1	II_1	IV_1
Rumex acetosa	—	—	—	II+	IV_1	—	—	—	—	III^1	I+
Poa pratensis	II+	—	—	—	IV+	—	—	—	I+	I+	II+
Saxifraga hirculus	—	—	—	—	IV+	—	—	—	—	I+	II+
Д 7											
Tomenthypnum nitens	—	—	—	—	—	I+	—	—	—	II_1	IV_2
Paludella squarrosa	—	—	—	—	II+	—	—	—	—	I+	IV_1
Betula nana	—	—	—	—	—	—	—	I_1	I+	—	V_2
Carex caespitosa	—	—	—	—	II+	—	—	—	—	—	V+
Прочие виды											
Oxycoccus palustris	V_2	II+	II+	I+	IV_1	IV+	II+	V_1	V_1	V_1	V_1
Menyanthes trifoliata	V_4	II_2	II_2	V_4	V_2	V_3	V_2	IV_2	V_2	V_2	IV_1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ Синтаксона	Березняки							Сосняки			
	1			2	3		4	5	6		7
	a_1	a_2	б		а	б			а	б	
№ Описания	3	11	9	6	4	8	7	43	8	6	5
Carex lasiocarpa	V_2	IV_2	II+	III_1	IV_1	III_1	II_1	V_1	V_1	III_1	IV_1
Comarum palustre	V_2	IV_1	II_1	IV_1	II+	V_2	V_2	III_1	V_1	IV_1	I_1
Equisetum fluviatile	V_1	II_1	III_1	IV_1	IV+	V_1	IV_2	II+	V_1	III+	II_1

Примечание. Номера синтаксонов: 1 — асс. Sphagnetum betula-caricosum (а — субасс. Sphagnetosum angustifolii, a_1 — вариант Chamaedaphne calyculata, a_2 — типичный вариант; б — субасс. Sphagnetosum riparii); 2 — асс. Sphagnetum squarrosi-betulosum; 3 — асс. Sphagnetum warnstorfii-betulosum (а — вариант Epipactis palustris; б — вариант Comarum palustre); 4 — асс. Bryetum betulo-caricosum; 5 — асс. Sphagnetum betulo-pinosum с субасс. Menyanthetosum trifoliatae; 6 — асс. Sphagnetum warnstorfii-pinosum (а — Sphagnetosum angustifolii; б — субасс. typicum); 7 — асс. Tomenthypno—Helodietum pinosum. Римскими цифрами обозначены классы постоянства видов (Ч — 5; «+» — 5—10; I — 10—20; II — 20—40; III — 40—60; IV — 60—80; V — 80—100 %), арабскими — баллы проективного покрытия («+» — I; 1 — 1—5; 2 — 6—15; 3 — 16—25; 4 — 26—50; 5 — >50 %); Д (табл. 1—4) — диагностические виды.

моховым ярусом из *Sphagnum warnstorfii* и *S. centrale* и асс. Fontanetum betulosum с древесным ярусом из березы высотой 6—7 м, с травяным ярусом из *Carex caespitosa* с *Filipendula ulmaria, Angelica sylvestris, Saxifraga hirculus* и др., со сплошным моховым ярусом, в котором преобладает *Sphagnum warnstorfii* со значительной примесью *Paludella squarrosa, Aulacomnium palustre* и др. Подобная ей ассоциация Betula pubescens—Menyanthes trifoliata—Sphagnum warnstorfii описана в Северном Предуралье М. С. Боч и В. И. Василевичем (1980). Ассоциация характеризуется богатой ключевой флорой (*Carex diandra, Poa pratensis, Polygonum bistorta, Rumex acetosa* и др.), малой сомкнутостью (0.2—0.3) древостоя.

M. E. Oberdorfer (1957) выделяет 3 ассоциации: Lycopodio-Betuletum, Betuletum humili-pubescentis и Holco-Betuletum. Во всех обильна *Molinia coerulea*. Для второй ассоциации характерен кустарниковый ярус из *Betula humilis* и *Salix rosmarinifolia*, наличие в травяном ярусе ключевых видов *Angelica sylvestris, Polygonum bistorta*. H. Passarge и G. Hofman (1968) выделили особый класс Molinio-Betuletae pubescentis, в котором в рамках порядка Eriophoro-Betuletalia pubescentis и союза Eriophoro-Betulion pubescentis выделяют 2 ассоциации: Carici-Betuletum pubescentis (Steffen 31) и Eriophoro-Betuletum pubescentis Hueck 25 em. Для первой характерны *Carex fusca, Naumburgia thyrsiflora, Agrostis canina, Comarum palustre, Peucedanum palustre*. Для второй — *Drosera rotundifolia, Andromeda polifolia, Ledum palustre*. Для обеих ассоциаций характерны *Eriophorum vaginatum, Oxycoccus palustris, Molinia coerulea, Frangula alnus, Eriophorum polustachyon, Menyanthes frifoliata, Dryopteris spinulosa, Sphagnum fallax*. В рамках другого порядка этого класса — Molinio-Betuletalia pubescentis, союза Sphagno-Betulion pubescentis Doing 62, рассматриваются 3 ассоциации: Myrtillo-Sphagno-Betuletum, Polytricho-Sphagno-Betuletum и Majanthemo-Sphagno-Betuletum. J.-L. Meriaux с соавторами (1978) в Арденнах выделили асс. Sphagno palustris-Betuletum pubescentis с 2 субассоциациями Agrostido-caricetosum fuscae и Eriophoretosum vaginatae.

В настоящей статье будут рассмотрены болотные березняки с малосомкнутым древесным ярусом, заболоченных же лесов касаться не будем. Эти березняки Северо-Запада отнесены к 4 ассоциациям.

1. Асоциация Sphagnetum betulo—caricosum (Какс, 1914) (табл. 1, 2). Выделенная нами ассоциация близка к описанной Каксом, что позволяет принять данное им название.

Диагностические виды. Диагностическими видами являются *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*, как и в ассоциации Sphagnetum

ТАБЛ
Ассоциация Sphagnetum

№ Синтаксона	1								
№ Описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Уровень воды, см		−13		+5		+2	−18		−13
Глубина торфа, м	0.5	0.8	0.3	0.4			2	0.4	1
Число видов мхов	12	5	7	6	5	4	4	6	4
Сосудистых растений	13	8	9	14	12	14	24	12	18
Высота древостоя, м	12	6	12	8	12	6	4	15	6
Сомкнутость древостоя	0.4	0.3	0.4	0.3	0.2	0.3	0.2	0.3	0.3
Состав древостоя									
Betula pubescens	8	7	4	5	6	8	10	4	6
Pinus sylvestris	—	—	—	5	1	1	—	2	2
Picea abies	—	3	5	—	3	1	—	3	—
Alnus glutinosa	2	—	1	—	—	—	—	1	2
Виды									
Д 1									
Sphagnum riparium	15	90	30	40	60	30	75	60	—
S. obtusum	—	—	—	—	—	—	—	—	55
Calla palustris	40	5	40	20	—	—	—	1	—
Д 2.2									
Chamaedaphne calyculata	—	—	—	—	—	—	—	—	5
Andromeda polifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ledum palustre	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Прочие виды									
Sphagnum angustifolium	—	3	30	10	—	—	1	—	15
S. magellanicum	—	1	5	3	—	5	—	5	15
S. fallax	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. flexuosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. centrale	—	—	—	—	—	—	20	—	—
Carex lasiocarpa	—	—	—	—	—	—	3	3	5
Menyanthes trifoliata	—	—	—	5	—	—	30	10	20
Comarum palustre	—	—	—	8	—	5	5	—	1
Equisetum fluviatile	2	5	—	15	—	—	+	—	1
Vaccinium myrtillus	—	+	10	—	—	—	—	5	—
V. vitis-idaea	+	—	+	+	+	+	—	+	—
Oxycoccus palustris	—	+	—	2	—	—	—	—	8
Eriophorum vaginatum	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Carex rostrata	—	1	—	—	40	—	3	—	—
Phragmites australis	—	—	—	—	—	15	—	—	8
Peucedanum palustre	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Galium palustre	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Galamagrostis neglecta	—	—	—	—	—	—	3	—	—
Thelypteris palustris	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Salix rosmarinifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum squarrosum	5	—	—	—	10	—	—	—	10

betulo-pinosum, от которой ее отличает отсутствие группы видов олиготрофных и мезоолиготрофных кустарничков и трав (за исключением соответствующего варианта). Диагностическими видами также являются *Peucedanum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Epilobium palustre*, *Galium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Thelypteris palustris*, *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*, которые дифференцируют ее, как и другие рассматриваемые здесь ассоциации болотных березняков, от асс. Sphagnetum betulo-pinosum. От только что упомянутых

ИЦА 2
betulo-caricosum

2													
2.1											2.2		
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
−15	−15	−7	−14	−18		−22		0	−13	−13	−18	−13	−17
0.5	1		1	0.8		0.3		0.5	1	0.4		0.6	0.9
6	6	3	5	4	3	5	3	5	7	1	3	3	7
13	13	22	17	7	14	9	12	8	15	12	21	28	33
6	15	6	10	5	7	10	6	15	12	8	6	7	7
0.2	0.3	0.2	0.3	0.2	0.3	0.3	0.2	0.4	0.3	0.3	0.2	0.5	0.2
7	8	6	8	8	7	8	9	9	8	5	6	8	10
1	—	3	—	2	3	1	1	—	1	5	—	—	—
—	—	1	—	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—
2	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	4	2	—
покрытие, %													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	3	1	10
—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	8	—	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	1
35	40	—	50	—	—	—	—	40	65	95	90	50	20
—	—	50	—	1	20	3	25	5	15	—	—	40	5
—	—	—	—	90	—	85	70	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	60	—	—	—	—	—	—	—	—
50	10	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
—	—	15	8	15	20	15	20	+	1	—	5	3	10
—	—	2	—	—	—	—	—	60	15	15	20	20	40
3	—	10	1	—	5	—	—	1	3	3	5	8	10
+	—	5	—	—	—	—	—	—	—	15	+	1	3
1	1	—	+	—	—	—	3	—	+	—	—	—	—
—	3	+	1	+	1	—	1	—	—	1	—	—	—
—	—	3	—	1	—	—	5	—	—	+	10	5	10
—	1	—	+	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—
1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—
—	—	—	—	—	10	8	10	—	—	—	—	—	—
—	—	3	—	—	+	—	—	—	—	—	—	1	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	8	—	—	—	—	—	5	3	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Номера синтаксов: 1 — Sphagnetum betulo-caricosum sphagnetosum riparii; 2 — Sphagnetum betulo-caricosum sphagnetosum angustifolii (typisum), 2.1 — типичный вариант, 2.2 — вариант Chamaedaphne calyculata.

ассоциаций она отличается отсутствием группы эвтрофных видов: *Carex appropinquata*, *Salix rosmarinifolia*, *Sphagnum warnstorfii* и др.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2 хорошо выраженных яруса — древесный и моховой. Древесный, имеющий высоту 6—10 м и сомкнутость 0.2—0.3, сложен *Betula pubescens* с незначительной примесью *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, реже — *Alnus glutinosa*. Моховой ярус образован *Sphagnum angustifolium*, *S. riparium*, *S. centrale*, *S. fallax* и др. и отличается большой сомкнутостью. Травяные ярусы — осоковый и болотного разнотравья — малосомкнутые (7—60 %). Высокое постоянство, но не покрытие (±5 %), имеют здесь *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, являющиеся остатками исчезнувшего при заболачивании кустарничкового яруса.

Систематика и хорология. Ассоциация подразделяется на 2 субассоциации.

Sphagnetum betulo-caricosum sphagnetosum angustifolii subass. nov. отличается доминированием в сфагновом ярусе *Sphagnum angustifolium, S. fallax, S. magellanicum, S. flexuosum.* Субассоциация подразделена на 2 варианта — типичный и Chamaedaphne calyculata. Последний дифференцируется группой олиготрофных и олигомезотрофных кустарничков (*Chamaedaphne calyculata, Andromeda polifolia, Ledum palustre, Vaccinium uliginosum*), в целом для ассоциации не характерных. Здесь же они произрастают совместно с мезоэвтрофными видами: *Peucedanum palustre, Thelypteris palustris, Salix rosmarinifolia.* Вариант представлен лишь 3 описаниями (Псковский и Бежаницкий р-ны Псковской обл.). Сообщества варианта в среднем насчитывают 27 видов сосудистых растений и 4 вида мхов. К этому варианту близка асс. Sphagnetum betulosum (Юрьев, 1913); но в ней полностью отсутствует *Alnus glutinosa.* Типичный вариант представлен 11 описаниями, сделанными в Ленинградской, Псковской, Новгородской и Вологодской областях, средний состав его сообществ — 13 видов сосудистых растений и 5 видов мхов. Внутри варианта по признаку доминирования в травяном ярусе выделены фации: Carex lasiocarpa (6 описаний), Menyanthes trifoliata (3), Calla palustris (1).

Sphagnetum betulo-caricosum sphagnetosum riparii subass. nov. дифференцируется доминирующими в моховом ярусе *Sphagnum riparium* и *S. obtusum.* Она представлена 9 описаниями, сделанными во многих районах Ленинградской и Вологодской обл. Ее сообщества в среднем насчитывают 13 видов сосудистых растений и 6 видов мхов. Внутри субассоциации выделены фации: Calla palustris (4 описания), Menyanthes trifoliata (3), Carex rostrata и Phragmites australis (по 1).

Экология. Сообщества ассоциации занимают или узкие межувальные болота, или чаще всего располагаются на краю болот, где они образовались в результате заболачивания леса. Сообщества второй субассоциации встречаются и на приозерных болотах, вокруг болотных островов, на болотах проточных логов. Для них характерна маломощная торфяная залежь глубиной 0.3—1 м, чаще всего 0.3—0.6 м. Уровень воды — —22 см +1 см, в среднем — —10—15 см.

Динамика. Ассоциация динамически связана с заболоченными березняками, которые сменяет при образовании болот.

Распространение и охрана. Ассоциация хоть и не занимает больших площадей, но широко распространена на болотах Северо-Запада РСФСР и в охране вряд ли нуждается.

2. Ассоциация Sphagnetum squarrosi-betulosum ass. nov. (табл. 1, 3).

Диагностические виды. *Sphagnum squarrosum* — доминант мохового яруса. Появляются *Carex appropinquata, Salix rosmarinifolia, Calliergonella cuspidata, Calliergon giganteum* (отсутствующие в предыдущей ассоциации). Большим постоянством и обилием здесь отличаются *Peucedanum palustre, Galium palustre, Epilobium palustre, Calamagrostis neglecta, Thelypteris palustris.*

Морфология. По ярусному строению ассоциация сходна с предыдущей. Древесный ярус высотой 6—15 м и сомкнутостью 0.2—0.3 состоит из *Betula pubescens* с примесью *Pinus sylvestris* и *Alnus glutinosa*, в ряде сообществ значительной; *Picea abies* если и встречается, то в очень небольшом количестве. Сфагновый ярус сплошной и образован лишь одним видом. Травяной покров густой, общая его сомкнутость — 60—100 %, исключения редки (табл. 3, оп. 29).

Систематика и хорология. К сожалению, ассоциация представлена лишь 6 описаниями, сходными друг с другом, поэтому выделить внутриассоционные единицы не удалось. Сообщества ассоциации в среднем состоят из 19 видов сосудистых растений и 4 видов мхов.

Экология. Ассоциация встречена на приречных и приозерных болотах, где располагается, как правило, на глубокой травяной залежи (1.5—3 м), уровень воды — —3—20 см.

Динамика. Ассоциация, вероятно, устойчива во времени, на что указывает состав торфяной залежи. Возможны динамические связи как с лесной растительностью, так и с ассоциациями гидрофильно-моховой болотной. Имеющиеся у нас данные еще не позволяют более точно судить об этом.

Распространение и охрана. Ассоциация встречена нами в Лужском и Стругокрасненском р-нах Ленинградской и Псковской обл. Небольшое количество описаний, сделанных за 10 лет работы на болотах Северо-Запада РСФСР, говорит о нешироком ее распространении.

3. Ассоциация Sphagnetum warnstorfii-betulosum nom. nov.

Синонимы. Betuleto-Cariceto-tereti-Sphagnosum Богдановская-Гиенэф 1927; Fontanetum betulosum Солоневич 1934; Betula pubescens—Menyanthes trifoliata—Sphagnum warnstorfii Боч, Василевич 1980.

Диагностические виды. *Sphagnum warnstorfii*, *S. contortum*, *S. teres* (доминанты мохового яруса), *Mnium rugicum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Climacium dendroides* (имеют высокое постоянство и иногда играют роль содоминантов мохового яруса), *Carex appropinquata*, *Salix rostmarinifolia* (имеют высокое постоянство и обилие).

Морфология. По ярусному строению сходна с предыдущими ассоциациями. Древесный ярус сомкнутостью 0.2—0.3 и высотой 4—8 (12) м сложен *Betula pubescens* с незначительной примесью сосны, черной ольхи и ели. Моховой ярус образован как сфагновыми мхами (в среднем их покрытие 40—50 %), так и бриевыми (10—40 %). Все сказанное о травяном покрове предыдущей ассоциации относится и к рассматриваемой. Ярус болотного разнотравья образован также *Menyanthes trifoliata*, в меньшей степени — *Comarum palustre*, но осоковый ярус формирует как *Carex lasiocarpa*, так и *C. appropinquata*, значительно меньшую роль играет *Calamagrostis neglecta*.

Систематика и хорология. Ассоциация подразделена на 2 варианта — типичный и Epipactis palustris. Последний дифференцируется группой видов ключевых болот: *Epipactis palustris*, *Saxifraga hirculus*, *Polygonum bistorta*, *Rumex acetosa*, *Eriophorum latifolium*, *Carex caespitosa*. Вариант представлен лишь 4 описаниями, его сообщества отличаются флористическим богатством, насчитывая в среднем 28 видов сосудистых растений и 7 видов мхов. Вариант очень близок к асс. Betuleto-Cariceto-tereti-sphagnosum Богдановская-Гиенэф 1927. По признаку доминирования в травяном ярусе внутри варианта можно выделить 2 фации — Menyanthes trifoliata (3 описания) и Carex caespitosa (1). Первая из них близка к асс. Betula pubescens—Menyanthes trifoliata—Sphagnum warnstorfii Боч, Василевич, 1980; вторая — к асс. Fontanetum betulosum Солоневич 1934. Типичный вариант (8 описаний) дифференцируется отсутствием видов ключевых болот группы Epipactis palustris. Его сообщества в среднем состоят из 20 видов сосудистых растений и 4 видов мхов.

Экология. Ассоциация располагается на глубокой торфяной залежи (до 4 м), уровень воды — +3 — —30 см, в среднем — —8—25 см. Сообщества типичного варианта занимают приозерные болота и окраины ключевых болот, варианта Epipactis palustris — приручьевые и пойменные ключевые болота.

Динамика. Судя по мощности и составу торфяной залежи, ассоциация достаточно устойчива во времени. Вероятно, что она динамически связана с сообществами ассоциаций Bryetum betulo-caricosum и Sphagnetum warnstorfii.

Распространение и охрана. Ассоциация представлена небольшим числом описаний (12), сделанных во многих районах: Бокситогорском, Тихвинском, Лужском, Бежаницком, Стругокрасненском, Валдайском, Белозер-

ТАБЛ

Ассоциации Sphagnetum squarrosi-betulosum (1); Sphagnetum

№ Синтаксона	1									
№ Описания	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Уровень воды, см	−18	−7		−20	−3	−20	−15		−8	−30
Глубина торфа, м		3	1	2	1.5					3.5
Число видов мхов	6	6	2	2	1	4	6	8	3	3
Сосудистых растений	30	17	17	20	13	20	14	27	21	15
Высота древостоя, м	8	6	15	8	15	6	12	6	4	6
Сомкнутость древостоя	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.2	0.1	0.2	0.3	0.2
Состав древостоя										
Betula pubescens	8	5	7	6	8	9	6	9	7	5
Pinus sylvestris	2	4	1	—	—	1	3	—	—	—
Picea abies	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—
Alnus glutinosa	—	—	1	4	2	—	1	—	2	5
Виды										
Д 1										
Sphagnum squarrosum	80	50	80	50	50	85	—	—	—	—
Д 2										
Sphagnum warnstorfii	10	—	—	—	—	1	30	40	25	40
S. contortum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. teres	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Д 2.2										
Epipactis palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum latifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saxifraga hirculus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum bistorta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex paniculata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rumex acetosa	1	—	—	—	—	1	3	—	—	—
Carex caespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Д 2; 3										
Carex appropinquata	3	—	—	—	—	3	5	—	5	8
Thelypteris palustris	+	1	—	—	—	+	10	3	—	10
Salix rosmarinifolia	—	—	—	+	—	—	—	1	5	1
Bryum pseudotriquetum	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—
Climacium dendroides	—	—	—	—	—	—	—	3	—	20
Calliergonella cuspidata	1	—	—	—	—	—	—	5	—	—
Calliergon giganteum	—	—	5	—	—	—	—	—	5	—
Mnium rugicum	—	—	—	—	—	—	60	—	—	15
Прочие виды										
Menyanthes trifoliata	30	40	50	15	20	—	30	5	45	40
Comarum palustre	10	1	3	10	—	—	—	3	5	25
Equisetum fluviatile	—	1	8	1	5	—	+	+	1	3
Peucedanum palustre	3	—	1	3	3	1	—	1	+	—
Galium palustre	—	—	1	1	5	1	1	1	—	+
Calamagrostis neglecta	5	—	3	15	25	5	—	+	20	3
Carex lasiocarpa	—	3	10	30	—	—	3	5	5	—
C. rostrata	—	+	—	—	—	+	1	—	—	—
Oxycoccus palustris	—	—	—	5	—	—	+	3	+	—

Примечание. 2.1 — асс. Sphagnetum warnstorfii-betulosum var. typicum; 2.2 — асс. Sphagnetum warnstorfii-betulosum var. Epipactis palustris.

ском — Ленинградской, Псковской, Новгородской и Вологодской обл. Но она приурочена к редким местообитаниям и нуждается на Северо-Западе РСФСР в охране.

4. Ассоциация Bryetum betulo-caricosum ass. nov. (табл. 1).

Диагностические виды. *Mnium rugicum, Climacium dendroides, Bryum pseudotriquetrum, Calliergonella cuspidata, Calliergon giganteum* (преобладающий

ИЦА 3

warnstorfii-betulosum (2); Bryeto-caricetum betulosum (3)

2								3						
2.1				2.2										
34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
−25	−22	−18	−2	−16	−7	−20	+3	0	+3	+3	−7	+7		+3
3.5	0.7	0.8		1	3.5	3.5		0.6		2.5	2.5	1		0.8
3	5	4	8	7	5	10	6	3	3	4	6	5	5	4
18	13	18	25	19	37	37	19	21	18	14	11	17	18	21
6	4	5	12	15	8	8	6	5	3	10	7	3	4	6
0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3
6	6	10	6	6	8	10	9	10	8	8	10	10	7	7
—	3	—	3	1	1	—	—	—	1	—	—	—	3	2
1	—	—	1	3	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
3	1	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—
покрытие, %														
—	—	—	5	—	40	50	—	—	10	—	—	3	—	—
40	55	—	—	40	25	30	40	—	—	—	—	10	—	—
—	—	35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	8	1	1	+	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	1	+	+	1	—	—	—	8	—	—
—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	3	8	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	3	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	20	—	—	5	5	—	12	5	20	+	—	20	40
5	—	3	—	—	8	3	—	1	—	8	5	—	—	—
2	—	—	10	—	+	+	8	10	+	—	—	30	—	1
—	—	3	1	15	1	1	—	15	+	—	+	—	—	—
10	—	—	1	—	—	—	—	—	—	10	—	—	1	—
—	—	—	10	—	—	5	3	30	—	5	—	—	—	—
—	3	1	—	—	—	—	+	—	+	5	+	—	1	20
20	—	—	40	3	5	5	3	—	—	—	70	—	—	—
15	—	8	30	3	10	20	30	3	10	15	10	3	10	30
25	20	20	1	—	—	1	—	+	15	5	3	8	12	15
2	3	3	15	+	—	+	10	3	1	+	—	10	—	15
1	1	3	—	—	—	—	3	3	—	—	—	1	—	1
+	—	—	3	—	+	—	+	—	1	1	+	—	—	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	60	—	—	1
—	5	—	—	—	5	5	15	1	—	—	—	15	—	—
10	—	—	—	—	—	1	—	10	20	—	—	—	3	3
+	10	1	—	—	5	8	—	—	—	—	—	—	5	+

в моховом ярусе), *Carex appropinquata, Salix rosmarinifolia*, т. е. общие с предыдущей ассоциацией, от которой дифференцируется отсутствием сфагновых мхов.

Морфология. Древесный ярус высотой 4—7 (3—10) м и сомкнутостью 0.2—0.3 сложен исключительно из *Betula pubescens* или с примесью (в Вологодской обл.) *Pinus sylvestris*. Моховой ярус сложен вышеназванными видами бриевых мхов. Травяной покров сходен с таковым в предыдущей ассоциации, фон в нем создают *Menyanthes trifoliata, Carex appropinquata, Comarum palustre, Equisetum fluviatile.* В некоторых сообществах отмечен достаточно сомкнутый (10—30 %) кустарниковый ярус из *Salix rosmarinifolia.*

Систематика и хорология. Ассоциация представлена всего лишь 7 описаниями, существенных различий между которыми нет, поэтому внутриассоционных единиц выделить невозможно. Сообщества ассоциации в среднем насчитывают 13 видов сосудистых растений и 5 видов мхов.

Экология. Ассоциация встречена на пойменных приручьевых, приречных болотах, на участках болот с выходами ключей и располагается на торфяной залежи разной глубины (0.5—2.5 м). Уровень воды +7 — —7 см, обычно 0 — +3 см.

Динамика. Ассоциация динамически связана с ассоциациями Sphagnetum warnstorfii-betulosum и Sphagnetum squarrosi-betulosum, которыми сменяется в ходе развития болота.

Распространение и охрана. Ассоциация описана в Гатчинском, Волосовском, Бежаницком и Белозерском р-нах Ленинградской, Псковской и Вологодской обл. и, как и предыдущая, заслуживает того, чтобы подлежать охране.

Евтрофные болотные сосняки

Об этих сообществах в известной нам литературе почти ничего не сообщается. Об их существовании писал только Ю. Д. Цинзерлинг (1932), который встретил такое сообщество между озерами Белым и Лаче. Он привел его описание: кустарниковый ярус из *Betula nana, B. humilis, Salix rosmarinifolia*; травяной — из *Carex paniculata, Equisetum fluviatile, Menyanthes trifoliata*; моховой — из *Meesia triquetra* и *Scorpidium scorpioides*; древесный — из *Pinus sylvestris.*

Ассоциация Sphagnetum warnstorfii-pinosum ass. nov. (табл. 1, 4).

Диагностические виды. Для ассоциации характерно сочетание видов разной экологии, поэтому здесь можно наблюдать комбинацию групп диагностических видов разных ассоциаций, как, например, *Eriophorum vaginatum, Chamaedaphne calyculata, Empetrum nigrum, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum* (диагностические виды асс. Sphagnetum magno-pinosum) и *Epipactis palustris, Eriophorum latifolium, Polygonum bistorta, Poa pratensis, Angelica sylvestris, Saxifraga hirculus, Carex echinata, C. appropinquata, Betula humilis* (диагностических видов обеих рассматриваемых здесь ассоциаций болотных сосняков). Дифференцирует ее *Sphagnum warnstorfii.*

Морфология. Ассоциация имеет 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой. Древесный ярус сомкнутостью 0.2—0.3 и высотой 5—12 (чаще 8—10) м образован *Pinus sylvestris* с примесью березы, ели и черной ольхи. В сложении сплошного мохового яруса принимают участие сфагновые мхи разной экологии: *Sphagnum angustifolium, S. magellanicum, S. warnstorfii.* В травяном ярусе фон создает *Menyanthes trifoliata.*

Систематика и хорология. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации.

Sphagnetum warnstorfii-pinosum sphagnetosum angustifolii subass. nov. дифференцируется доминированием в моховом ярусе олигомезотрофных видов: *Sphagnum angustifolium, S. magellanicum.* Евтрофный вид *Sphagnum warnstorfii* встречен не во всех сообществах и в небольшом количестве. Субассоциация представлена 9 описаниями, ее сообщества в среднем насчитывают 24 вида сосудистых растений и 5 видов мхов.

Sphagnetum warnstorfii-pinosum typicum subass. nov. дифференцируется доминированием в моховом покрове *Sphagnum warnstorfii. Sphagnum angustifoli-*

ТАБЛИЦА 4

Ассоциации евтрофных болотных сосняков Северо-Запада РСФСР

№ Синтаксона	1										2				
	1.1					1.2									
№ Описания	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Уровень воды, см	−16	−12	−12			−3	−15	−14	−20	−20	0	−20			−18
Глубина торфа, м	1	3	5	2.5	3.5	3	2	2	3	2.5	1			3.2	
Число видов мхов	5	3	4	7	4	8	4	3	2	3	5	9	4	10	4
Число сосудистых растений	38	22	17	25	26	33	30	22	21	21	21	15	10	26	26
Высота древостоя, м	12	5	10	8	10	10	8	10	10	5	5	8	5	7	8
Сомкнутость древостоя	0.4	0.2	0.3	0.3	0.2	0.1	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.1
Состав древостоя															
Pinus sylvestris	6	8	7	6	10	6	7	8	6	7	8	8	8	7	6
Betula pubescens	1	2	1	1	—	3	1	—	2	1	2	2	2	3	1
Picea abies	3	—	2	+	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	3
Alnus glutinosa	—	—	—	2	+	—	1	2	2	1	—	—	—	—	—
Виды	покрытие, %														
Д 1															
Sphagnum angustifolium	80	70	15	90	60	—	10	—	20	20	—	—	—	—	—
S. magellanicum	10	—	65	—	—	—	10	—	—	10	—	5	—	—	—
Chamaedaphne calyculata	1	1	1	—	+	—	1	+	+	5	—	—	—	—	—
Andromeda polifolia	+	8	—	+	1	+	1	—	—	—	+	—	—	—	—
Spahagnum warnstorfii	—	25	5	—	15	70	70	85	75	60	—	5	—	2	—
Д 1; 2															
Epipactis palustris	—	1	3	2	+	3	1	1	3	3	—	1	5	3	15
Eriophorum latifolium	3	—	5	—	—	8	—	—	—	—	—	—	10	1	+
Polygonum bistorta	3	—	—	3	—	+	3	1	5	3	—	15	8	5	8
Carex appropinquata	—	3	—	—	—	+	—	—	3	—	10	—	—	20	+
C. diandra	—	—	—	15	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—
Betula humilis	—	—	—	5	—	—	1	1	15	3	25	30	—	8	—
Salix rosmarinifolia	—	—	—	1	+	1	+	+	—	—	8	3	5	5	1
Poa pratensis	—	—	—	5	—	—	—	—	—	1	+	—	—	+	—
Angelica sylvestris	—	—	5	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10
Saxifraga hirculus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	3	—	—	+
Д 2															
Helodium blandowii	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	15	45	60	20	—
Tomenthypnum nitens	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	35	—	3	15
Paludella squarrosa	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1	15	—	+
Betula nana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20	25	3	—
Carex caespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	+	1	—	+
Прочие виды															
Carex lasiocarpa	3	8	—	5	3	—	8	+	—	—	8	8	—	—	1
Menyanthes trifoliata	8	15	—	25	10	8	20	5	10	30	10	—	—	3	10
Comarum palustre	3	1	—	5	+	—	+	3	3	+	15	—	—	—	—
Equisetum fluviatile	+	1	—	5	3	—	+	1	1	—	8	—	—	1	—
Phragmites australis	1	—	5	—	—	10	—	+	—	—	—	20	—	—	5
Oxycoccus palustris	1	5	1	5	3	3	+	+	3	1	+	1	—	5	8

Примечание. 1 — асс. Sphagnetum warnstorfii-pinosum (1.1 — субасс. Sphanetum warnstorfii-pinosum sphagnetosum angustifolii; 1.2. — субасс. Sphagnetum warnstorfii-pinosum typicum); 2 — асс. Tomenthypho — Helodietum pinosum.

um и *S. magellanicum* в свою очередь присутствуют в ряде сообществ лишь в незначительном количестве. Субассоциация представлена 7 описаниями, ее сообщества в среднем состоят из 25 видов сосудистых растений и 4 видов мхов.

Экология. Ассоциация приурочена к ключевым болотам, сообщества типичной субассоциации описаны в центральной части ключевых болот, недалеко от выхода ключей. Сообщества Sphagnetum warnstorfii-pinosum sphagnetosum angustifolii занимают окраины и склоны ключевых болот, рукава болот сточных котловин богатого питания. Сообщества обеих субассоциаций располагаются на глубокой торфяной залежи (2—5 м), уровень воды — 5—20 см, чаще — 12—17 см.

Динамика. Ассоциация динамически связана с ассоциацией Tomenthypno—Helodietum pinosum, которую сменяет по мере нарастания торфяной залежи и удаления от источника питания. По характеру торфяной залежи и пространственному ряду растительности можно предположить, что ассоциация устойчива во времени.

Распространение и охрана. Типичная субассоциация описана только в Устюженском и Белозерском р-нах Вологодской обл., Sphagnetum warnstorfii pinosum sphagnetosum angustifolii отмечена в более широком диапазоне на Северо-Западе РСФСР — в Центрально-лесном государственном заповеднике (Калининская обл.), в Валдайском, Устюженском, Белозерском, Вытегорском р-нах Новгородской и Вологодской обл. Несомненно, что эта ассоциация описана нами на юго-западной границе своего распространения и нуждается здесь в охране.

Ассоциация Tomenthypno—Helodietum pinosum ass. nov. (табл. 1, 4).

Диагностические виды. *Helodium blandowii, Tomenthypnum nitens, Paludella squarrosa.* Важным диагностическим признаком является отсутствие сфагновых мхов.

Здесь практически полностью отсутствуют олиготрофные и олигомезотрофные виды, как травы и кустарнички, так и мхи.

Морфология. Ассоциация имеет 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой, а в ряде сообществ к ним добавляется третий — кустарниковый. Древесный ярус высотой 5—8 м и сомкнутостью 0.2—0.3 образован *Pinus sylvestris* с незначительной примесью *Betula pubescens*, иногда *Picea abies.* Моховой ярус (покрытие 30—95 %, чаще 50—60 %) образован *Helodium blandowii, Tomenthypnum nitens, Mnium rugicum*, в меньшей степени *Paludella squarrosa, Aulacomnium palustre* и др. Кустарниковый ярус с покрытием 35—50 % образуют *Betula humilis* и *B. nana*, к которым постоянно, но в меньшем количестве, примешивается *Salix rosmarinifolia.* Травяной ярус значительным покрытием не отличается, в его сложении наиболее заметны евтрофные ключевые виды: *Carex appropinquata, Eriophorum latifolium, Epipactis palustris, Polygonum bistorta.* Виды группы Menyanthes trifoliata отличаются заметно меньшим постоянством, чем в предыдущей ассоциации, и играют в травостое второстепенную роль.

Систематика и хорология. К сожалению, ассоциация представлена лишь 5 описаниями, что не позволяет выделять внутриассоционные единицы. В среднем ее сообщества состоят из 20 видов сосудистых растений и 6 видов мхов.

Экология. Ассоциация описана на ключевых болотах, на торфяной залежи глубиной 1—4 м. Уровень воды — 0—20 см.

Динамика. Есть основания полагать, что ассоциация устойчива во времени. Возможны ее динамические связи с ерниково-гипновыми сообществами, с рядом ассоциаций гидрофильно-травяной болотной растительности, с Sphagnetum warnstorfii-pinosum.

Распространение и охрана. Ассоциация описана только в Белозерском р-не (но на разных болотах) Вологодской обл., юго-западнее оз. Белое, недалеко от тех мест, где подобное сообщество (его следует отнести к этой ассоциации) описал Цинзерлинг. Несомненно, эта ассоциация заслуживает охраны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев Г. И. Краткий очерк растительности поймы озера Ильмень и нижнего течения рек Ильменского бассейна // Материалы по исследованию реки Волхов и его бассейна. Пг., 1923. Вып. 4. С. 59—99. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. // Журн. Русского ботан. об-ва. 1926. Т. 2, № 3—4. С. 323—346. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естественно-науч. ин-та. Л., 1928. № 5. С. 265—377. — *Боч М. С., Василевич В. И.* Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Предуралье) // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР, 1980. С. 42—74. — *Какс А. М.* Болота окрестностей озера Дулово // Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков. 1914. Т. 3. С. 1—76. — *Смагин В. А.* Болотные сосняки на Северо-Западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 255—263. — *Солоневич К. И.* Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Вып. 1. С. 53—86. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 376 с. — *Юрьев М. М.* Сравнительный очерк болот и торфяников Псковской и Орловской губерний // Тр. студ. науч. кружков физ.-мат. фак-та Петерб. ун-та. СПб. 1913. Вып. 4—5. С. 29—86. — *Meriaux J.-L., Schumacker R., Tombal P., De Zuttere P.* Contribution à l'étude des boulaies à Sphaignes dans le Nord de la France, l'ile de France et les Ardennes // La végétation de sols tourbeux. Lille. 1978. P. 477—494. — *Oberdorfer M. E.* Süddeutsche Pflanzengesellschaften Pflanzensoziologie. J. 1957. Bd 10. 546 S. — *Passarge H., Hofman G.* Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. Pflanzensoziologie. J. 1968. Bd 16. 298 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1989.

SUMMARY

The article is devoted to the problems of classification of mire vegetation in north-western region of the RSFSR. Seven associations of swamp and bog vegetation have been described. These are *Sphagnetum betulo-caricosum, Sphagnetum squarrosi-betulosum, Sphagnetum warnstorfii-betulosum, Bryetum betulo-caricosum, Sphagnetum warnstorfii-pinosum* and *Tomenthypno-Helodietum pinosum*. All of them correspond to the ecological features of the habitat, geographical position and succession stage.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.32 : 581.33

© 1991 г.

А. Н. Винтер, И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *NUPHAR LUTEA* (*NYMPHAEACEAE*)

A. N. WINTER, I. I. SHAMROV. THE DEVELOPMENT OF THE OVULE AND EMBRYO SAC IN *NUPHAR LUTEA* (*NYMPHAEACEAE*)

Семяпочка *Nyphar lutea* гипертропная, крассинуцеллятная, имеет два интегумента эпидермального происхождения, гипостазу и эпистазу (2—7-слойный нуцеллярный колпачок). Париетальная ткань разрушается к стадии зрелого зародышевого мешка. Зародышевый мешок моноспорический, однополюсной, двумитозный, четырехъядерный, развивается из халазальной мегаспоры. Его развитие соответствует Oenothera-, или Schisandra-типу.

Различные аспекты систематики и филогении таких водных растений, как нимфейные, издавна привлекали внимание исследователей (Li, 1955; Батыгина и др., 1980; Батыгина, Шамров, 1985; Тахтаджян, 1987; Ito, 1987, и др.); отметим, что ранг отдельных их таксонов до сих пор остается дискуссионным. Детальные эмбриологические исследования могут дать ценный материал для решения спорных вопросов. Анализ литературных данных по эмбриологии сем. *Nymphaeaceae* показал, что из сотни видов семейства изучены около 10. При этом детально не исследованы развитие семяпочки и зародышевого мешка.

Материал и методика исследования

Объектом исследования явился вид *Nuphar lutea* (L.) Smith. Сбор материала производился в июле—начале августа 1985—1986 гг. в плавнях Каховского водохранилища (Запорожская обл.). В указанном месте этот вид цветет с конца мая до конца сентября.

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (с обязательным удалением воздуха из материала) и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике. Толщина срезов составляла 8—12 мкм. Препараты окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену, генцианвиолетом по Ньютону, гематоксилином по Гейденгайну. Для подкраски использовали алциановый синий, гематоксилин по Эрлиху и оранж «Ж» в гвоздичном масле. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6 на микроскопе марки Amplival.

Результаты исследования

Гинецей *N. lutea* гипогинный, синкарпный, состоит из 15—20 плодолистиков. Он утолщен в базальной части и сужен в дистальной и по форме напоминает кувшин. На его верхушке формируется рыльцевый диск с лучами, число которых соответствует числу плодолистиков. Семяпочки многочисленные, развиваются по всей поверхности гнезда, за исключением вентрального шва. Плацентация ламинальная или поверхностная, согласно классификации А. Л. Тахтаджяна (1948).

Семяпочка в виде бугорка закладывается в плацентарной меристеме. В бугорке выявляются 3 зоны: 1) эпидерма, 2) субэпидерма, 3) глубже лежащие активно делящиеся клетки (рис. 1. *1*). Клетки первой и второй зон сначала делятся только антиклинально, однако очень рано в них обнаруживаются периклинальные деления. За счет этих делений из эпидермы формируются оба интегумента. Инициация внутреннего интегумента происходит перед делением (рис. 1, *4*), а наружного — во время деления археспориальной клетки. После отделения париетальной клетки антиклинальные деления субэпидермальных клеток также сменяются периклинальными (рис. 1, *4*). Вторая зона дает начало основной (латеральной) части нуцеллуса, халазы (в том числе краевым клеткам гипостазы) и фуникулуса. В третьей зоне уже на стадии археспориальной клетки обнаруживается осевой ряд густоплазменных клеток (рис. 1, *1*). Нижние клетки ряда дифференцируются в прокамбиальные клетки, средние — в центральные клетки гипостазы, а верхние — в клетки центрального тяжа в халазальной части нуцеллуса (рис. 1, *2—4*). Во время преобразования спорогенной клетки в мегаспороцит за счет интенсивной окраски начинают выделяться латеральные слои этой зоны вокруг осевого ряда клеток, а также латеральные клетки гипостазы (рис. 1, *5*).

Внутренний интегумент достигает верхушки нуцеллуса к началу образования синаптонемного комплекса в мегаспороците, наружный — к его окончанию (рис. 1, *6*). В сформированной семяпочке внутренний интегумент 2-слойный в средней части, 3—4-слойный в базальной и апикальной частях. Наружный интегумент 3—4-слойный, кроме базальной области, где он представлен 5—6 слоями клеток (рис. 1, *11*). Перед оплодотворением все клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента более густоплазменные, чем клетки наружного. Микропиле сформировано внутренним интегументом (рис. 1, *11*).

В результате периклинального деления археспориальной клетки образуются спорогенная и париетальная клетки. Последняя формирует 3—4-слойную париетальную ткань — апикальную часть нуцеллуса (рис. 1, *5—8*). Ее разрушение начинается со стадии 1-ядерного зародышевого мешка и заканчивается с формированием зрелого зародышевого мешка (рис. 1, *9*, *10*). С началом мейоза интенсивные периклинальные деления клеток эпидермы нуцеллуса приводят к образованию массивного 2—7-слойного нуцеллярного колпачка, клетки которого располагаются правильными рядами (рис. 1, *6—10*). Нуцеллус занимает основной объем сформированной семяпочки. Его клетки активно делятся вплоть до стадии зрелого зародышевого мешка. На стадии 2-ядерного зародышевого мешка многие из клеток становятся 2-ядерными. Структура клеток нуцеллуса изменяется в процессе развития. Сначала все клетки изодиаметрические, густоплазменные, с одним крупным ядром. В сформированной семяпочке клетки нуцеллуса уплощены по периферии, в центральной части почти изодиаметрические, многие 2-ядерные, вакуолизированные, в них выявляется крахмал. Дегенерация клеток нуцеллуса наблюдается только вокруг зародышевого мешка. Радиальные и внутренние тангенциальные стенки клеток нуцеллярного колпачка утолщаются за счет отложения веществ полисахаридной природы и он преобразуется в эпистазу.

Халаза хорошо выражена. В сформированной семяпочке группа ее клеток, находящихся в основании нуцеллуса и интегументов, формирует чашеобразную многослойную гипостазу (рис. 1, *11*), клетки которой в процессе развития семени заполняются танинами, а их стенки становятся лигнифицированными.

Проводящая система семяпочки представлена сначала одним, затем несколькими тяжами прокамбиальных клеток (рис. 1, *1—5*). На стадии синаптонемного комплекса в мегаспороците в проводящем пучке дифференцируются кольчатые

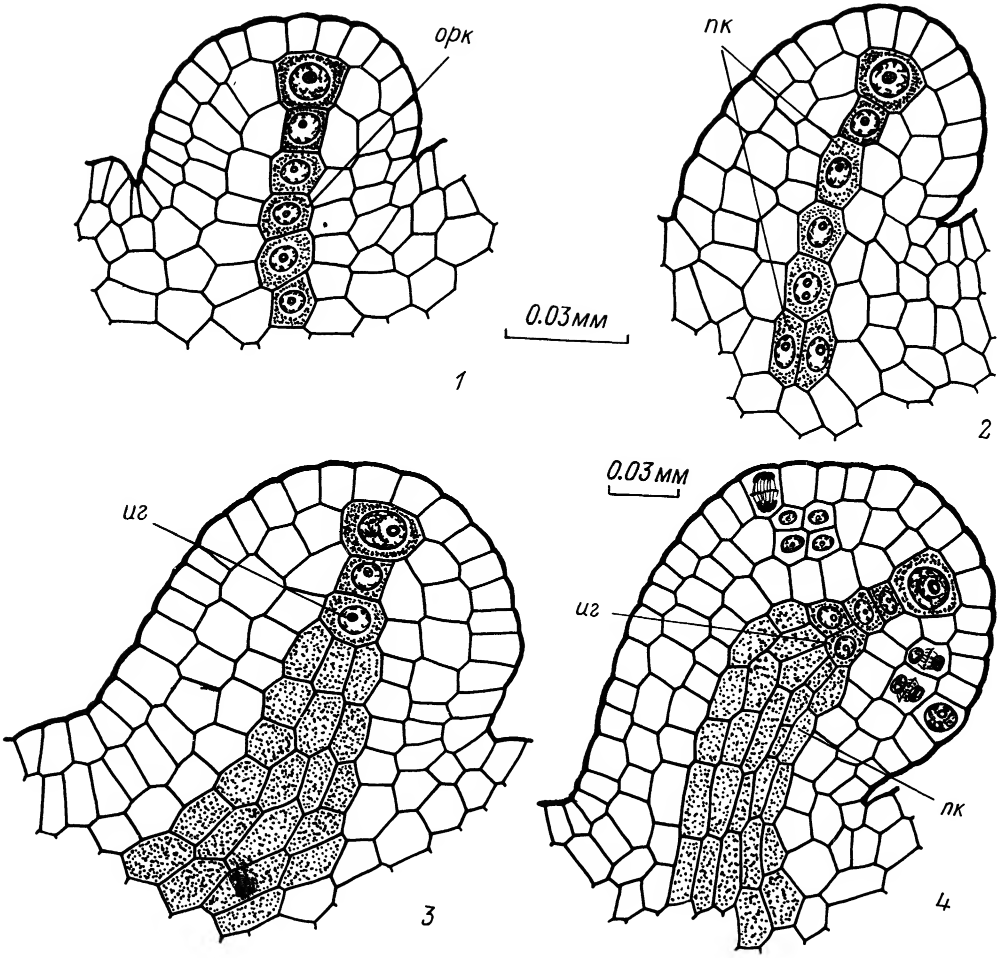


Рис. 1. Развитие семяпочки у *Nuphar lutea (1—11)*.

1—4 — дифференциация бугорка семяпочки; *5* — семяпочка перед мейозом; *6—8* — семяпочка в период мегаспорогенеза; *9*, *10* — семяпочка в период формирования зародышевого мешка; *11* — халазальная часть семяпочки на стадии зрелого зародышевого мешка. *ви* — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *н* — нуцеллус, *пт* — париетальная ткань, *орк* — осевой ряд клеток, *нк* — нуцеллярный колпачок, *иг* — инициали гипостазы, *г* —гипостаза, *х* — халаза, *ф* — фуникулус, *пк* — прокамбиальные клетки, *пп* — проводящий пучок, *зм* — зародышевый мешок.

трахеиды. Проводящая система сформированной семяпочки представлена простым пучком с кольчатыми трахеидами, который проходит по фуникулусу и халазе и заканчивается у основания наружного интегумента (рис. 1, *10*, *11*). В клетках, окружающих проводящий пучок, выявляется крахмал.

С самых ранних стадий развития семяпочка начинает изгибаться (рис. 1, *2—4*). После отделения париетальной клетки поворот семяпочки достигает уже 180° (рис. 1, *5*). Этот процесс продолжается, и со стадии тетрады мегаспор семяпочка принимает окончательное положение в завязи, а угол поворота составляет 270° (рис. 1, *6—8*). Следовательно, семяпочка *N. lutea* является гипертропной.

Таким образом, сформированная семяпочка *N. lutea* гипертропная, крассинуцеллятная, с массивным нуцеллярным колпачком, преобразующимся в эпистазу,

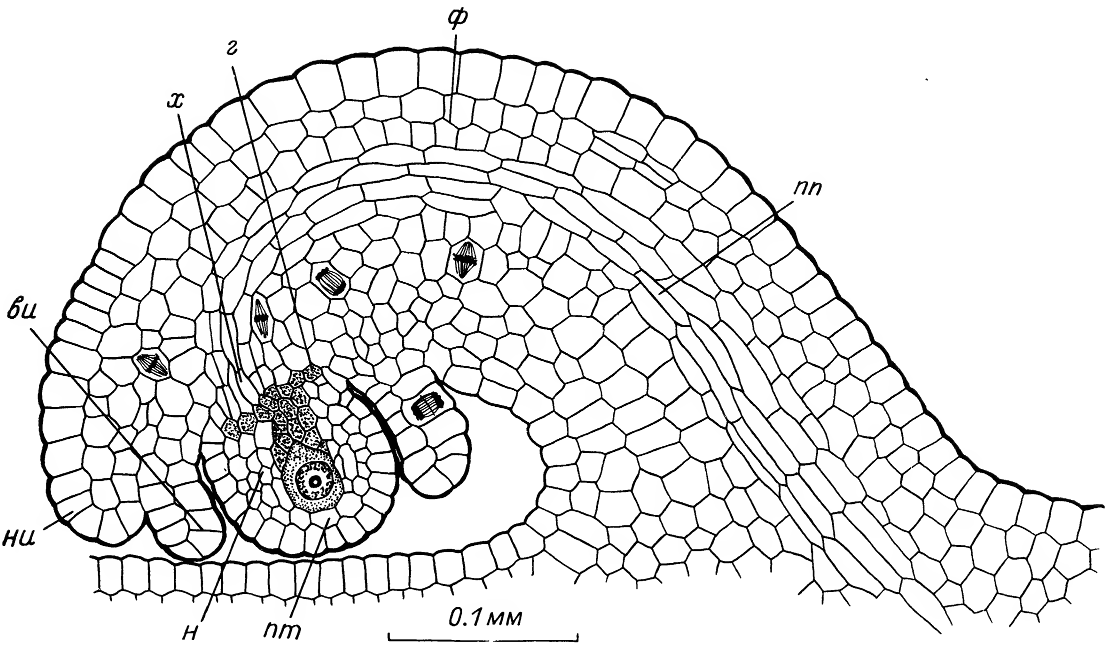


Рис. 1 (*продолжение*).

гипостазой, двумя интегументами (микропиле сформировано внутренним интегументом), коротким фуникулусом и хорошо дифференцированным простым проводящим пучком.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

Спорогенная клетка, трансформирующаяся в мегаспороцит, располагается под 1—2-слойной париетальной тканью (рис. 1, *5*; 2, *1*). Ядро мегаспороцита к началу мейоза располагается в микропилярной части. В результате первого деления возникают две неравные клетки диады: более мелкая верхняя и крупная нижняя (рис. 2, *2—5*). Иногда делению подвергается только нижняя клетка и тогда формируется линейная триада, халазальная клетка которой несколько крупнее двух остальных (рис. 2, *6*, *7*). Чаще делятся обе клетки диады, причем деления в них протекают синхронно, и формируется тетрада мегаспор. Фрагмопласты при втором делении ориентированы по-разному, поэтому у *N. lutea* встречаются линейные, Т-образные тетрады и тетрады с наклонной перегородкой (рис. 2, *8—11*). Халазальная мегаспора становится функционирующей, а остальные дегенерируют. В ней образуются вакуоли — крупная в халазальной части и несколько более мелких в микропилярной, объединяющихся в дальнейшем в одну. Ядро располагается в центре клетки и окружено небольшим слоем цитоплазмы (рис. 2, *12—13*). Постепенно ядро перемещается в микропилярную часть, а в халазальной остается крупная вакуоль (рис. 2, *14—16*). Первый митоз происходит в микропилярной части клетки. Фрагмопласт ориентирован под углом к продольной оси (рис. 2, *17*). Два образовавшихся ядра не расходятся к противоположным полюсам, а остаются в микропилярной части зародышевого мешка. На этой стадии развития обнаружено перемещение ядер в зародышевом мешке. Сначала они опускаются вниз, примерно до середины зародышевого мешка, а затем поднимаются к его верхушке (рис. 2, *18—20*). В это время

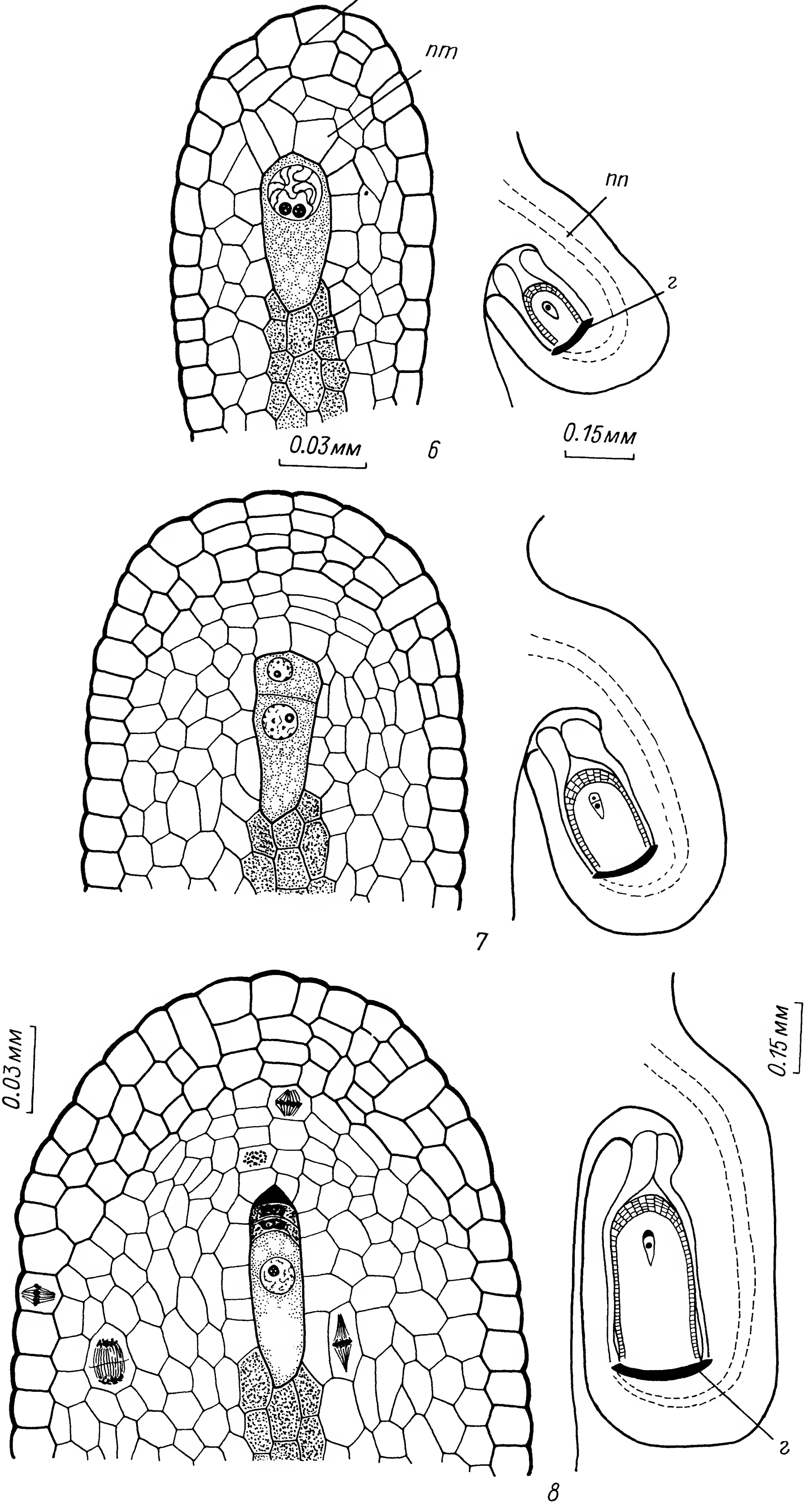


Рис. 1 (*продолжение*).

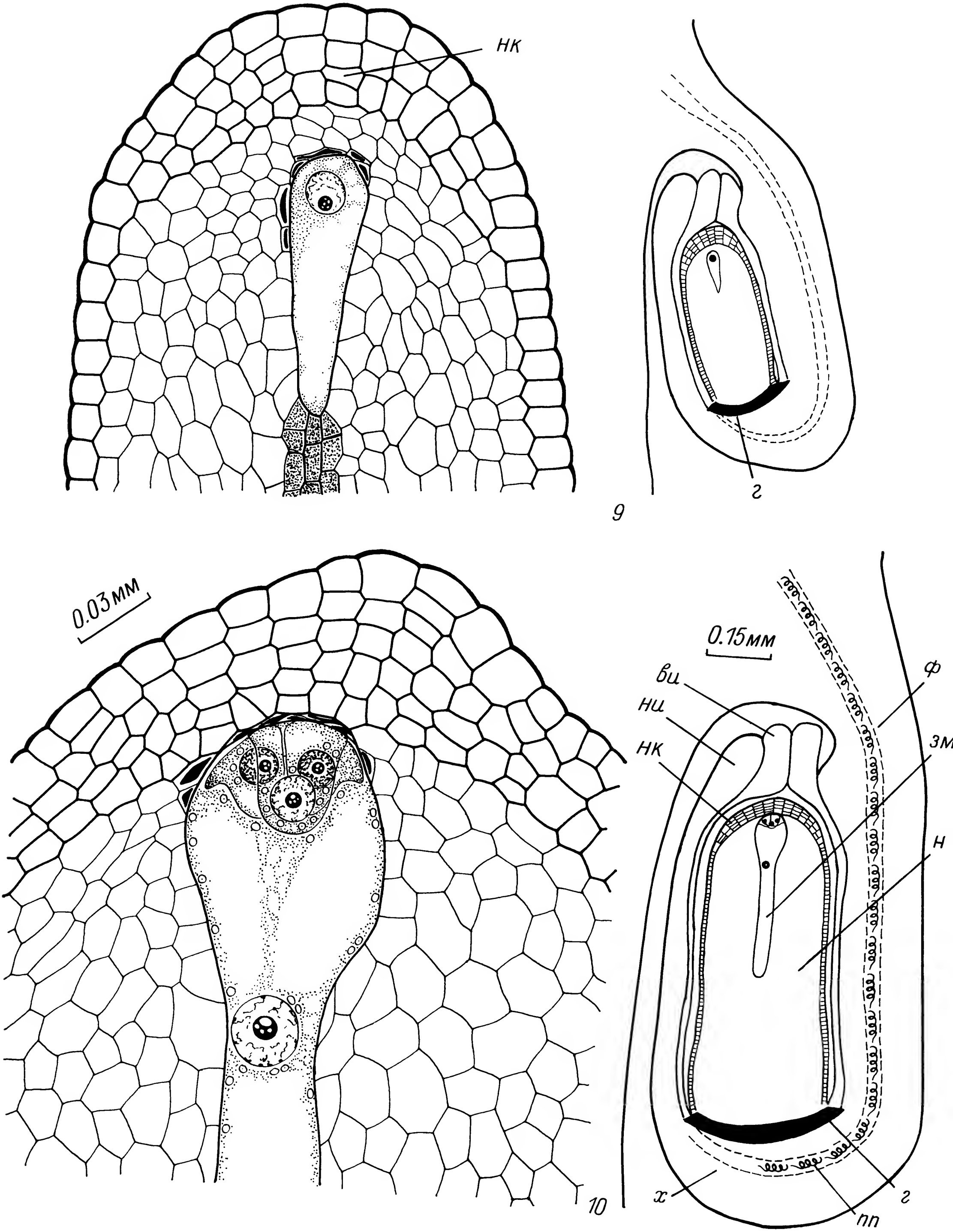


Рис. 1 (*продолжение*).

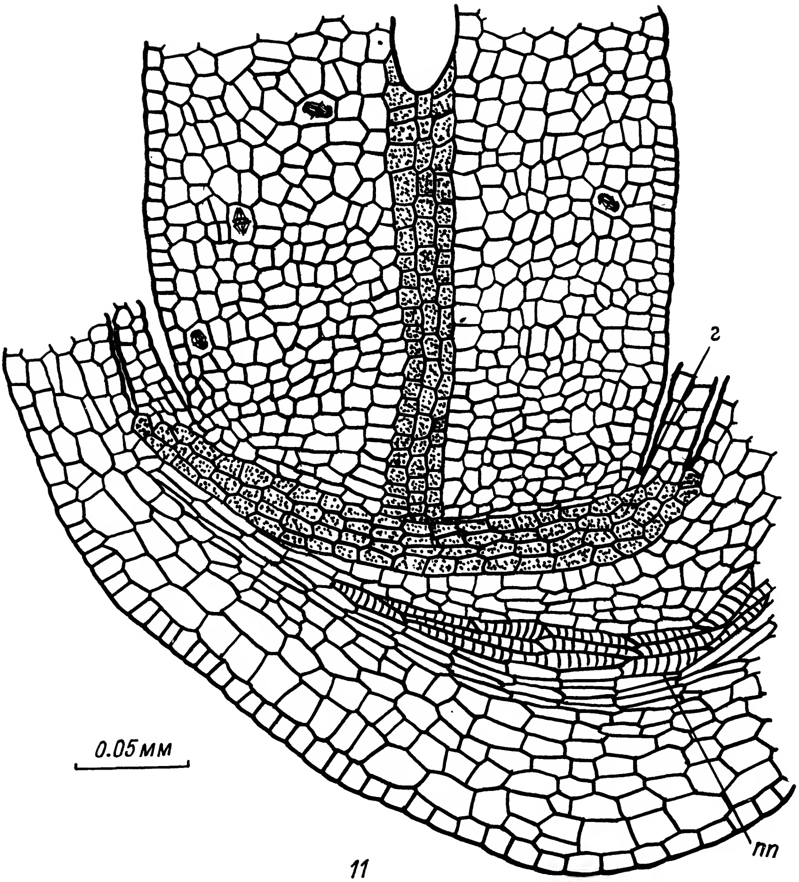
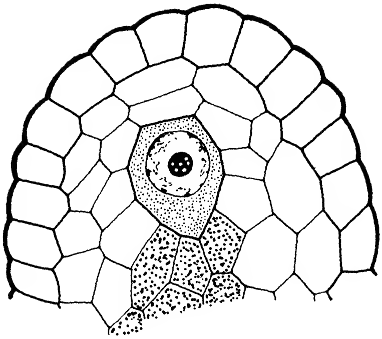


Рис. 1 (*продолжение*).

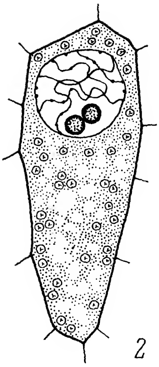
зародышевый мешок интенсивно растет в сторону микропиле и халазы. Его халазальная часть занята одной крупной вакуолью. Когда апикальная часть зародышевого мешка оказывается под нуцеллярным колпачком, его размер возрастает более чем в два раза, а ядра занимают характерное для второго митоза положение. Они расходятся только перед вторым митозом. При этом хорошо видно, что они имеют лопастную форму, а по строению они слегка напоминают телофазу (рис. 2, *18—21*). Оба ядра делятся синхронно, фрагмопласты располагаются почти под прямым углом друг к другу (рис. 2, *22*). После образования 4 ядер начинаются процессы клеткообразования и дифференциации элементов зародышевого мешка (рис. 2, *23—25*). Сформированный зародышевый мешок имеет яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки сидячей формы и двух синергид, и центральную клетку с одним полярным ядром. Элементы яйцевого аппарата сначала морфологически слабо отличимы друг от друга и их ядра находятся почти на одном уровне. Полярное ядро центральной клетки опускается вниз и располагается в месте перехода микропилярной части зародышевого мешка в халазальную. В процессе дифференциации яйцеклетка и синергиды начинают морфологически различаться. Апикальные части синергид вытягива-

---

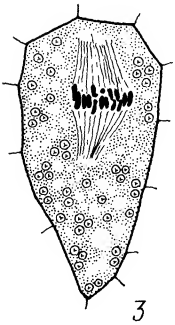
Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Nuphar lutea (1—25)*.



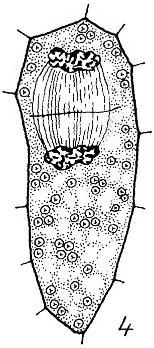
1



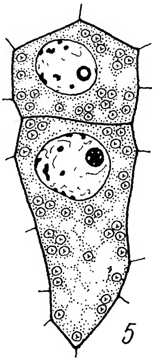
2



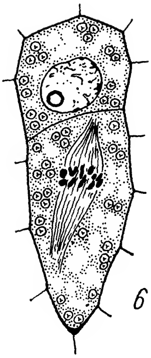
3



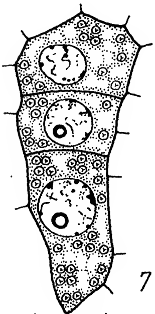
4



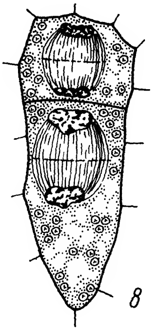
5



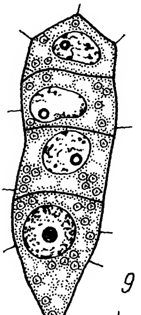
6



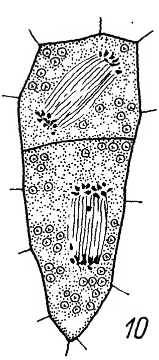
7



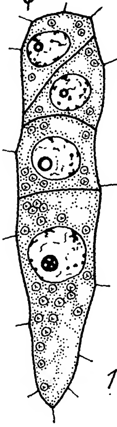
8



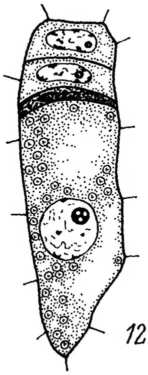
9



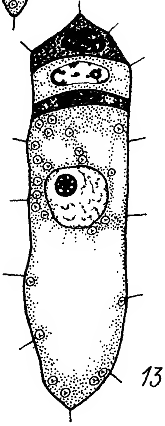
10



11



12



13

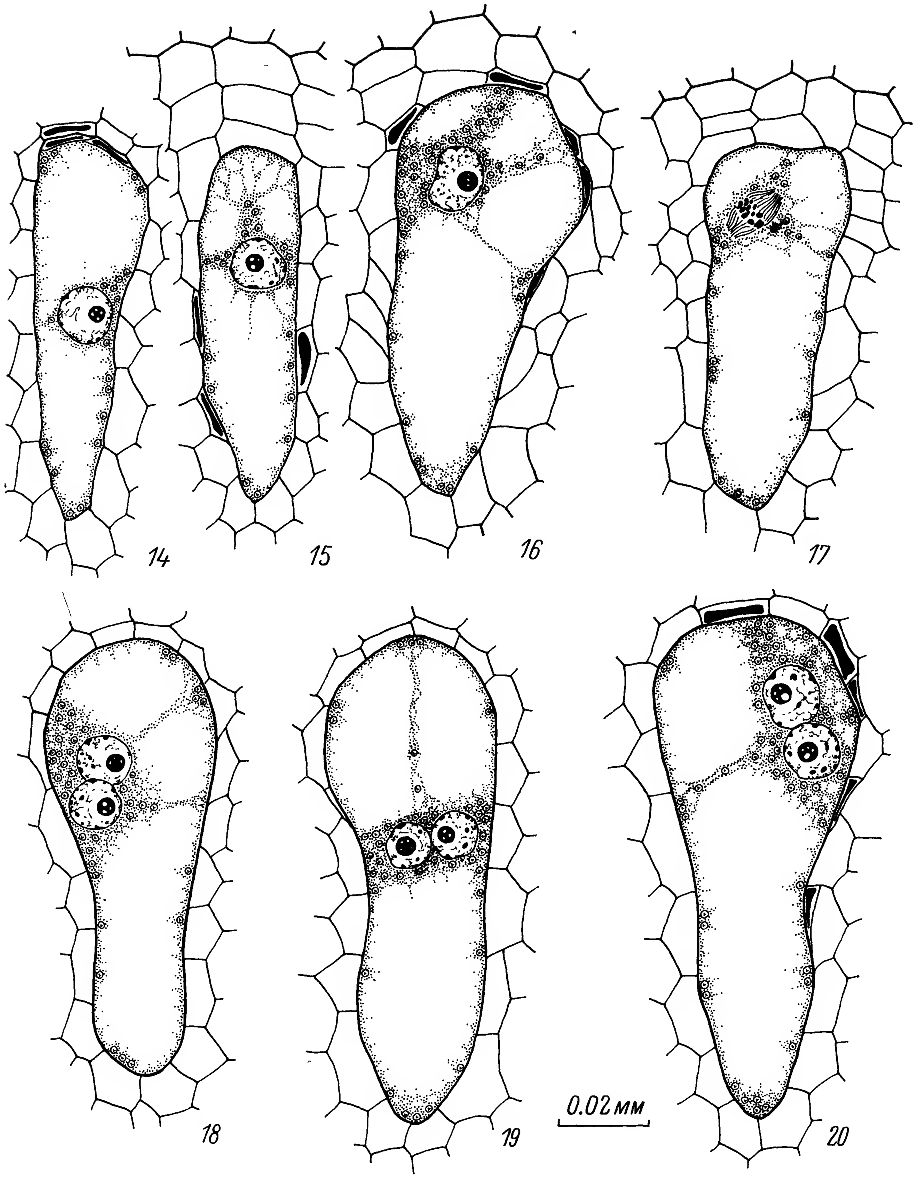


Рис. 2 (*продолжение*).

ются, в них появляются крупные вакуоли, а ядра оттесняются в базальную часть. В базальной части синергид образуются небольшие крючковидные выросты. Яйцеклетка становится грушевидной с ядром в апикальной части и вакуолью в базальной. К этому времени длина зародышевого мешка достигает $^{1}/_{2}$ длины семяпочки. Его верхняя четверть слегка расширена, нижняя ($^{3}/_{4}$) сужена (рис. 1, 7).

В результате исследования более 100 семяпочек *N. lutea* были отмечены 4 зародышевых мешка, в которых второй митоз произошел в халазальном конце зародышевого мешка. Зародышевые мешки находились на стадии начальных этапов клеткообразования. Микропилярный конец зародышевого мешка был занят одной крупной вакуолью.

Из вышесказанного следует, что зародышевый мешок *N. lutea* моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры, однополюсный, двумитозный, 4-ядерный и его развитие соответствует Oenothera-типу или Schisandra-типу. На всем протяжении мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка во всех структурах в большом количестве выявляется крахмал.

Обсуждение результатов

Эмбриологическое изучение семяпочки и зародышевого мешка у *N. lutea* выявило ряд особенностей их развития. По имеющимся литературным данным, семяпочка всех кувшинковых является анатропной (Wood, 1959; Мейер, 1960; Имс, 1964; Khanna, 1964, 1967; Davis, 1966; Padmanabhan, 1970; Schneider, 1978; Батыгина и др., 1980; Батыгина, 1981). Многие исследователи не выделяют семяпочку, повернутую на 270°, в самостоятельный тип (Goebel, 1933; Магешвари, 1954; Bocquet, Bersier, 1960, и др.). Сформированная семяпочка представителей родов *Nymphaea*, *Victoria* и *Euryale* повернута на 180°, а у *Nuphar* — на 270°, поэтому мы полагаем, что ее следует рас-

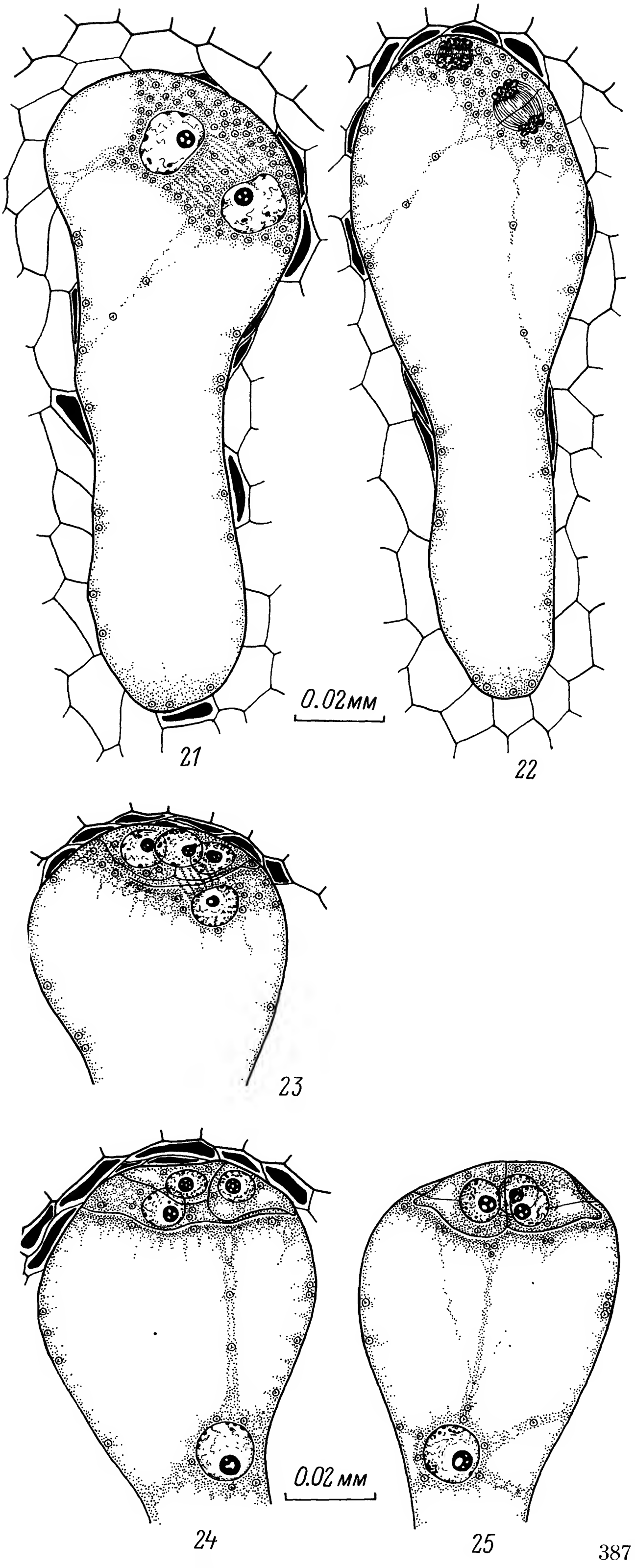


Рис. 2 (*продолжение*).

сматривать как гипертропную, согласно классификации М. И. Савченко (1973).

F. Bouman (1984) предлагает классифицировать семяпочки по количеству зон в меристематических бугорках на 2-зонные и 3-зонные. Согласно этому определению, семяпочка *N. lutea* является 3-зонной, поскольку в меристематическом бугорке отчетливо выделяются 3 зоны: эпидерма, субэпидермальный слой и зона активно делящихся клеток плацентарной меристемы. Данные о количестве зон и дифференциации бугорка семяпочки *N. lutea* получены нами впервые. Кроме того, развитие мощного нуцеллуса у исследованного нами вида подтверждает точку зрения Bouman (1984) о том, что 3-зонные семяпочки, как правило, крассинуцеллятные.

При развитии нуцеллуса *N. lutea* активные деления происходят во всех его частях, а зона базальной меристемы, описанная для *Cabomba caroliniana* (Ramji, Padmanabhan, 1965a, b), не выявляется. Со стадии преобразования спорогенной клетки в мегаспороцит в халазальной части нуцеллуса выделяются ряды густоплазменных клеток, ориентированные вдоль микропилярно-халазальной оси и достигающие гипостазы. Такая ориентация клеток нуцеллуса, вероятно, облегчает поступление метаболитов в мегаспороцит, функционирующую мегаспору и развивающийся зародышевый мешок через гипостазу из проводящего пучка.

В понятие «гипостаза» исследователи вкладывают различное содержание (Tieghem van, 1901; Netolitzky, 1926; Schnarf, 1929, 1931; Johansen, 1930; Магешвари, 1954; Савченко, 1973; Dahlgren, 1980; Tilton, 1980; Батыгина, 1984; Boesewinkel, Bouman, 1984, и др.). В последнее время появилась тенденция разные преобразования халазальной области семяпочки (халазальная часть нуцеллуса и собственно халаза) рассматривать как специфические модификации (Tilton, 1980). Структуру, формирующуюся у *N. lutea* в основании нуцеллуса и интегументов и являющуюся тканью халазы, следует считать гипостазой. В типичных крассинуцеллятных семяпочках, подобных *N. lutea* (настоящее исследование), а также, например, представителей сем. *Juncaceae* (Shamrov, 1991) между гипостазой и зародышевым мешком имеется ткань нуцеллуса. Определение гипостазы, данное F. D. Boesewinkel, F. Bouman (1984), как и предложенный впервые Ph. van Tieghem (1901) сам термин «гипостаза» справедливы только для типичных тенуинуцеллятных семяпочек. В этом случае гипостаза формируется на уровне дифференцирующихся интегументов и археспориальной клетки, а затем мегаспороцита и зародышевого мешка. Как сформированная структура она располагается непосредственно под зародышевым мешком, что характерно, например, для *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*) (Шамров, 1990).

Нами подтверждены данные К. И. Мейера (1960) и Т. Б. Батыгиной с соавторами (1980) о наличии в семяпочке *N. lutea* 2—7-слойного нуцеллярного колпачка. В процессе развития семени нуцеллярный колпачок преобразуется в эпистазу.

Происхождение интегументов в семяпочке кувшинковых до сих пор не было установлено. Мы обнаружили, что оба интегумента у *N. lutea* эпидермального происхождения. Апикальная часть внутреннего интегумента дифференцируется в оперкулум, который чаще встречается у однодольных растений (Boesewinkel, Bouman, 1984).

Результаты по изучению мегаспорогенеза согласуются в основных чертах с литературными сведениями. Однако, в отличие от Мейера (1960), наряду с тетрадами обнаружено образование триад, причем делится только халазальная клетка диады.

Авторы всех оригинальных работ и сводок по эмбриологии кувшинковых указывают, что зародышевый мешок у этой группы растений развивается по нормальному или Polygonum-типу (Cook, 1902, 1906, 1909; Conard, 1902, 1905; Seaton, 1908; Мейер, 1960; Khanna, 1964, 1967; Вальцева, Савич, 1965; Davis, 1966; Padmanabhan, 1970; Schneider, 1978; Батыгина и др., 1980; Батыгина, 1981;

Поддубная-Арнольди, 1982). Однако наше исследование показало, что зародышевый мешок у *N. lutea* моноспорический, формируется из халазальной мегаспоры, однополюсный, двумитозный, 4-ядерный. Второе полярное ядро и антиподы не возникают изначально (и не дегенерируют в процессе дифференциации элементов зародышевого мешка, как полагал Мейер, 1960). Определение типа развития зародышевого мешка вызывает некоторое затруднение. Согласно классификации И. Д. Романова (1971), его следует рассматривать как Oenothera-тип. Однако зародышевый мешок такого типа обычно формируется из микропилярной мегаспоры. E. Battaglia (1986) пересмотрел ряд работ, посвященных развитию женского гаметофита у представителей сем. *Schisandraceae* (Yoshida, 1962; Kapil, 1962; Hayashi, 1973; Swamy, 1965; Kapil, Jalan, 1964), и на основании описаний авторов и анализа иллюстраций пришел к выводу, что у *Schisandra hinensis, S. grandiflora, S. repanda* и *Kadsura japonica* зародышевый мешок развивается по особому Schisandra-типу, который отличается от Oenothera-типа именно тем, что в данном случае функционирующей является халазальная мегаспора, как и в нашем исследовании. Следовательно, развитие зародышевого мешка у *Nuphar lutea*, согласно классификации Battaglia (1986), происходит по Schisandra-типу. В то же время многие авторы, описывающие развитие женского гаметофита у представителей сем. *Onagraceae*, отмечают, что зародышевый мешок Oenothera-типа, характерный для этого семейства, может образоваться не только из микропилярной, но и из халазальной мегаспоры (Davis, 1910; Ishikawa, 1918; Johansen, 1931; Maheshwari, 1937, 1947; Романов, 1971, 1981, и др.). По всей вероятности, Oenothera- и Schisandra-типы близки между собой и между ними трудно провести четкую границу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 105—110. — *Батыгина Т. Б.* Завязь и семяпочка — сложная интегрированная система (сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах) // Материалы Всесоюз. симпоз. «Морфо-функциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави, 1984. С. 6—8. — *Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И.* Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 12. С. 1696—1709. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Сравнительная эмбриология порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* и вопросы их систематики и филогении // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 3. С. 368—373. — *Вальцева О. В., Савич Е. И.* О развитии зародыша у *Nymphaea candida* Presl и *N. tetragona* Georgi // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1323—1326. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностр. лит., 1954. 440 с. — *Мейер К. И.* К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 6. С. 48—59. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 353 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Пробл. эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971. С. 72—113. — *Романов И. Д.* Зародышевый мешок. Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 11—16. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Наука, 1948. 301 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Шамров И. И.* Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1363—1379. — *Battaglia E.* Embryological questions: 7. Do new types of embryo sac occur in *Schisandra*? // Ann. Bot. 1986. Vol. 44. P. 69—82. — *Bocquet G., Bersier J. D.* La valeur systematique de l'ovule: Développements tératologiques // Arch. Sci. (Geneva). 1960. Vol. 13. P. 475—496. — *Boesewinkel F. D., Bouman F.* The seed: structure // Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo, 1984. P. 123—157. — *Conard H. S.* Note on the embryo of *Nymphaea* // Science. 1902. Vol. 15, N 373. P. 15—316. — *Conard H. S.* The water lilies: a monograph of the genus *Numphaea* // Carnegian Inst. Washington. 1905. Publ. 4. 279 p. — *Cook M. T.* Development of the embryo sac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena* // Bull. Torrey Bot. Club. 1902. Vol. 29. P. 211—220. — *Cook M. T.* The embryogeny of some Cuban *Numphaeaceae* // Bot. Gaz. 1906. Vol. 42. P. 379—396. — *Cook M. T.* Notes on the embryogeny of the *Numphaeaceae* // Bot. Gaz. 1909. Vol. 48. P. 56—59. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. London; New York, Melbourne, 1976. Vol. 1. 311 p. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80, N 2. P. 91—124. — *Davis B. M.* The reduction division of

Oenothera biennis // Ann. Bot. 1910. Vol. 24. P. 631—651. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. New York; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. 3. Samenpflanzen. Jena, 1933. 460 S. — *Hayashi J.* The embryology of the family *Magnoliaceae* sensu lato. II. Megasporogenesis, female gametophyte and embryogeny of *Schisandra repanda* and *Kadsura japonica* // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4. 1963. Vol. 29, N 3—4. P. 403—411. — *Ishikawa M.* Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera* // Ann. Bot. 1918. Vol. 32. P. 279—317. — *Ito M.* Phylogenetic systematics of the *Nymphaeales* // Bot. Mag. Tokyo, 1987. Vol. 100, N 1057. P. 17—35. — *Johansen D. A.* Studies on the morphology of the *Onagraceae*. 4. *Stenosiphon linifolium* // Bull. Torrey Bot. Club. 1930. Pt 57. P. 315—326. — *Johansen D. A.* Studies on the morphology of the *Onagraceae*. 6. *Anogra pallida* // Amer. J. Bot. 1931. Vol. 18, N 10. P. 854—863. — *Kapil R. N.* Some recent examples of the value of embryology in relation to taxonomy // Bull. Bot. Surv. India. 1962. Vol. 4, N 1—4. P. 56—57. — *Kapil R. N., Jalan S. Schisandra* Michaux — its embryology and systematic position // Bot. Notis. 1964. Vol. 117, fasc. 3. P. 285—306. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae. 1. Euryale ferox* Salisb. // Proc. Ind. Acad. Sci. 1964. Vol. 59, N 4. P. 237—247. — *Khanna P.* Morphological studies in *Nymphaeaceae*. 3. *Victoria cruziana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. // Bot. Mag. Tokyo. 1967. Vol. 80, N 950. P. 305—312. — *Li H. L.* Classification and phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied families // Amer. Middl. Nat. 1955. Vol. 54. P. 33—41. — *Maheshwari P.* A critical review of the types of embryo sac in angiosperms // New Phytol. 1937. Vol. 36, N 5. P. 359—417. — *Maheshwari P.* Tetranucleate embryo sacs in angiosperms // Lloydia. 1947. Vol. 10, N 1. P. 1—18. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen—Samen. Berlin, 1926. 364 S. — *Padmanabhan D. Nymphaeaceae* // Bull. Ind. Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 59—62. — *Ramji M. V., Padmanabhan D.* Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. 1. Ovule and carpel // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B. 1965a. Vol. 62, N 5. P. 215—223. — *Ramji M. V., Padmanabhan D.* A note on the occurrence of basal meristem in the ovules of *Cabomba caroliniana* Gray. // Current Sci. 1965b. Vol. 34, N 15. P. 463—465. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 417 S. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Schneider E. L.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 9. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139, N 2. P. 223—230. — *Seaton S.* The development of the embryo sac of the *Nymphaea* // Bull. Torr. Bot. Club. 1908. Vol. 35. P. 283—290. — *Shamrov I. I.* Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Internat. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1991. — *Swamy B. G.* Macrogametophytic ontogeny in *Schisandra chinensis* // J. Indian Bot. Soc. 1965. Vol. 43, N 3. P. 391—396. — *Tieghem Ph., van.* L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables // Bull. Mus. Hist. Nat. 1901. Vol. 7, N 8. P. 412—418. — *Tilton V. R.* Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and notes on the other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 19. P. 2059—2066. — *Wood C. E.* The genera of the *Nymphaeaceae* and *Ceratophyllaceae* in the southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1959. Vol. 40, N 1. P. 94—112. — *Yoshida O.* Embryologische Studien über *Schisandra chinensis* Bailey // J. Coll. Arts. Sci. Chiba Univ. 1962. Vol. 3, N 4. P. 459—462.

Мелитопольский государственный
педагогический институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XII 1989.

УДК 581.45

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Т. В. Гендельс

О ПРИРОДЕ ЛИСТА *CHAMAEBATIARIA MILLEFOLIUM* (*ROSACEAE*)

T. V. GUENDELS. ON THE EVOLUTIONARY LEAF FORMATION IN *CHAMAEBATIARIA MILLEFOLIUM* (*ROSACEAE*)

Из анализа проводящей системы, рассматриваемой начиная с зоны узла, следует, что лист *Chamaebatiaria millefolium* формируется по типу побега. По мнению автора, структура исследованного листа демонстрирует проявление гомеозиса и подчеркивает его значение при становлении одной из форм листа покрытосеменных.

Разработанный нами ранее подход (Гендельс, 1990б) мы использовали в изучении морфологического преобразования листа представителей сем. *Rosaceae*. Структура листа *Chamaebatiaria millefolium* (Torr.) Maxim. из этого семейства оказалась столь необычной, что мы сочли необходимым рассмотреть ее отдельно.

Материал и методика

В последней системе А. Л. Тахтаджяна (1987) *C. millefolium* помещен в трибу *Sorbarieae* подсемейства *Spiraeoideae.* Это единственный представитель рода, листопадный кустарник до 1.5 м высотой, с очередным листорасположением, растущий в Калифорнии. Архитектуру листа мы изучили на образце из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР: *Chamaebatiaria millefolium* (Torrey) Maxim. USA Jdaho Craters of the MOON National Park. Aa-Lava auserhalb der westlichen Parkgrenze an der Strasse. 22 VIII 1965 ley: H. und H. Doppelbauer N 819. На основании серии поперечных срезов узла, черешка и препаратов листа с изолированным жилкованием пластинки была создана пространственная реконструкция проводящей системы листа. Насколько позволил гербарный материал, мы изучили также строение зачатков листа. Обработка материала велась по общепринятой анатомической методике.

Результаты и обсуждение

Лист *C. millefolium* описан в работе G. Krussmann (1976). Однако приведенная им иллюстрация неточна; на ней лист предстает как дважды перистосложный. В действительности лист у этого вида простой и по классификации Ал. А. Федорова и др. (1956) определяется как дваурассеченный (дважды перисторассеченный) (рис. 1*а*, *б*). По контуру лист ланцетный, длиной 2—7 см, с сидячими прилистниками. У образца, имеющего лист длиной 2.5 см, прилистники около 2 мм длиной, черешок 0.5 см. Лист состоит из 17—20 сегментов, несущих до 11 сегментиков. Осевая часть листа также несет сегментики. Особенность листа у *C. millefolium* состоит в том, что расположенные в основании сегментов сегментики, которые кажутся входящими в систему сегментов, в действительности принадлежат оси листа. Это отчетливо наблюдается на полностью сформированном зачатке листа. Сегментики, расположенные на оси, и сегментики у основания сегментов листа завернуты в сторону оси листа, а те, которые принадлежат сегментам — в сторону оси сегмента. Таким образом, сегменты листа оказываются расположенными в пазухах осевых сегментиков.

Узел у *C. millefolium* 3-лакунный 3-пучковый. Еще в узле от латеральных пучков отходят ответвления в прилистники, после чего в базипециоле (основании черешка) пучки, идущие из стелы стебля, сливаются в один, и тотчас от него отходят 2 дополнительных пучка (рис. 2, *4*). Таким образом, проводящая система черешка представлена основным и двумя дополнительными пучками. Такое строение продолжается до первой снизу пары сегментов листа. Проводящая система осевой части листа сформирована достаточно необычно. Медианная жилка составлена проводящими пучками сегментов, причленяющимися к ней с латеральной стороны, и пучками сегментиков осевой части листа. Проводящая система сегментов включает среднюю жилку и причленяющиеся к ней пучки сегментиков (рис. 3). При этом в сегментике может быть не одна, а 2—3 слабо разветвленные жилки, одна в верхней части сегментика, остальные в нижней (рис. 3). Описанные выше базальные сегментики (принадлежащие оси листа) имеют собственные проводящие пучки (рис. 2, *7*), которые причленяются к медианной жилке вместе с пучками нижерасположенных сегментов. К пучкам базальных сегментиков листа причленяются также пучки нижерасположенных сегментиков осевой части (рис. 2, *6*). Именно по этой причине под местом причленения пучков сегментов к медианной жилке отсутствуют дополнительные пучки, они входят в осевую часть листа из базальных сегментиков чуть ниже.

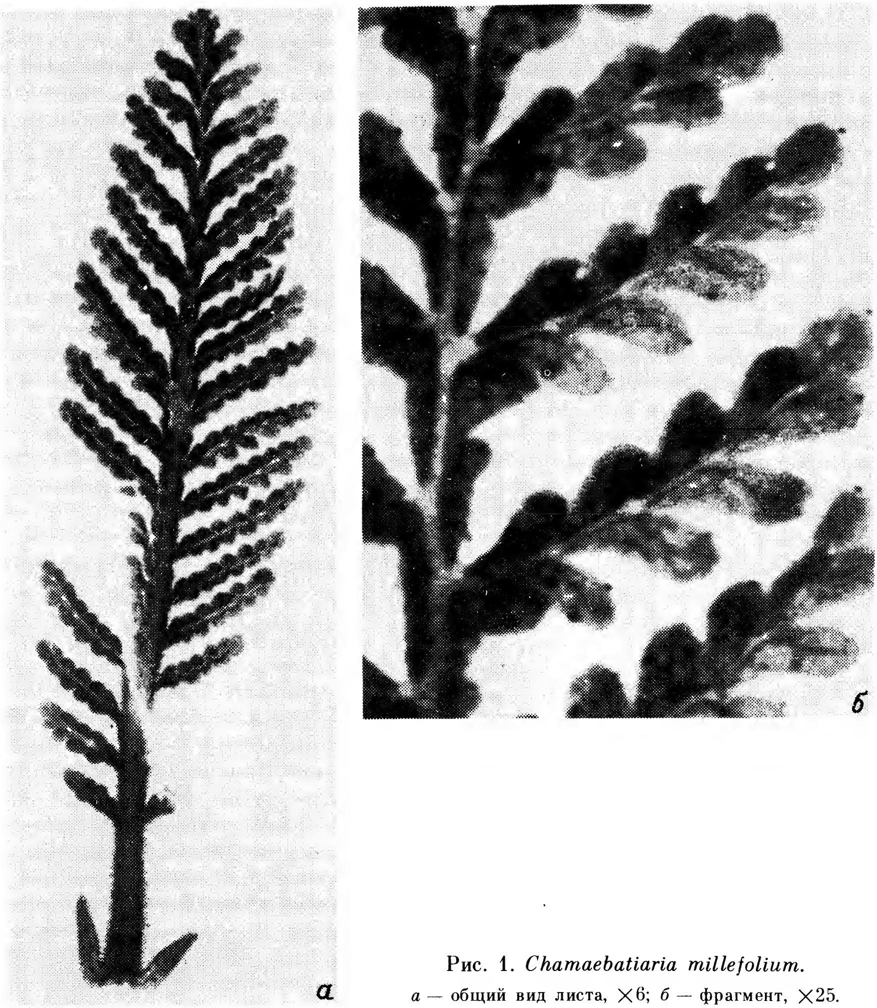
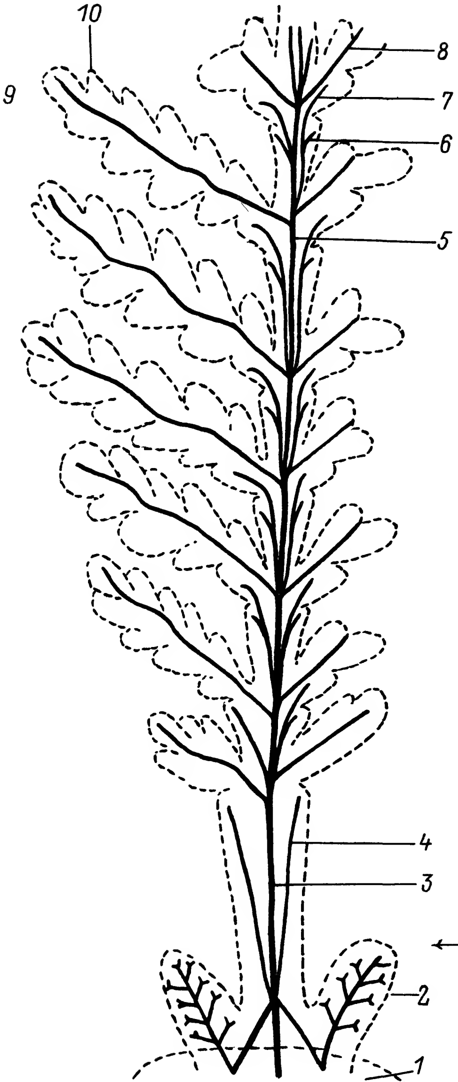


Рис. 1. *Chamaebatiaria millefolium.*
а — общий вид листа, ×6; *б* — фрагмент, ×25.

Описанные выше дополнительные пучки черешка представляют собой не что иное, как проводящие пучки самых нижних сегментиков осевой части листа (рис. 2, *4*). Жилкование прилистников перистое (рис. 2, *2)*, боковые жилки расположены более упорядоченно, чем в сегментиках. Прилистники представляются нам гомологами сегментов, не получивших своего дальнейшего развития. Рассеченность сегментов возрастает в акропетальном направлении, что связано с базипетальным направлением заложения сегментиков сегментов листа и их последующим ростом.

Изучение в разной степени сформированных зачатков листьев показывает, что зачаток листа долго растет верхушкой. Боковые лопасти (будущие сегменты) появляются акропетально, но нет оснований говорить о работе центров-генераторов, функционирующих при формировании, по мнению В. Jeune (1981), большой категории листьев двудольных. Сегментики на осевой части листа, по-видимому, появляются на зачатке листа последними. Несмотря на акропетальное заложение сегментов листа, их последующая дифференциация (образование сегментиков на них) прогрессирует в базипетальном направлении, подчеркивая их рост интеркалярным способом.



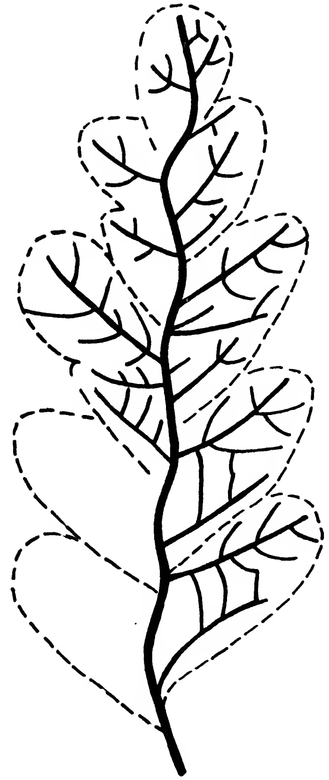


Рис. 3. Жилкование сегмента листа *Chamaebatiaria millefolium.*

Рис. 2. Реконструкция проводящей системы листа *Chamaebatiaria millefolium.*

1 — зона узла, *2* — прилистник, *3* — основной пучок черешка, *4* — дополнительный пучок черешка, *5* — медианная жилка, *6* — проводящий пучок осевого сегментика, *7* — проводящий пучок базального сегментика, *8* — проводящий пучок сегмента, *9* — сегмент, *10* — сегментик.

Таким образом, исследованный нами лист *C. millefolium* представляет своеобразный морфологический тип листа покрытосеменных. Особый характер развития листа и формирование его проводящей системы дают, как нам кажется, основание утверждать, что его становление происходит по типу побега. Лист *C. millefolium* представляет собой разветвленную метамерную систему. Метамерной единицей, с нашей точки зрения, является сегмент листа. При этом в листе мы различаем боковые и осевые сегменты. Осевые сегменты подвергаются редукции в базипетальном направлении, благодаря чему дифференцируется осевая часть листа.

Каким может быть объяснение природы листа *C. millefolium* исходя из его морфологических особенностей? Прежде всего здесь уместно обратиться к теории филлома A. Arber (1941). Согласно одному из основных положений этой теории, лист представляет собой неполный (или частный) побег. При этом, несмотря на явные различия между листом и побегом, выражающиеся в особенностях роста и симметрии, эти различия, как считает Arber, не носят принципиального характера. В частности, она приводит различные примеры сходства в развитии листа и побега. Так, на ранних стадиях развития лист, как и побег, растет верхушкой; возникновение и развитие листа на верхушке побега сходны с развитием пластинки листа у зачатка. По мнению Arber, лист как неполный побег, возникающий латерально от родительского, стремится взять на себя роль последнего.

В работе Н. В. Первухиной (1970), давшей глубокий анализ теории филлома Arber, приводятся также результаты экспериментальных работ по направлению изменения строения листа в сторону стеблевой структуры.

F. Bergann и L. Bergann (1984) рассмотрели вопрос о заложении листьев и органов цветка в свете классических представлений и современных исследований гистогенеза. Изучив онтогенез листа периклинальных химер *Peperomia, Ilex, Nerium* и др., они пришли к выводу, что в гистогенезе оси и листа много общего. B. Jeune (1987) исследовал морфогенез листа *Rhus typhina* L. (*Anacardiaceae*). Указав на ряд особенностей в характере заложения листочков и их элементов, Jeune подчеркивает параллель между филлотаксисом в аспекте побега и ритмом заложения листьев и листочков. Эти факты, по мнению автора, подчеркивают единство механизмов, лежащих в основе роста стебля, листа и листочка.

R. Sattler (1988) одну из последних работ посвятил явлению гомеозиса. Он отмечает, что термин «гомеозис» был введен W. Bateson в 1904 г. И то же самое явление было описано как транслокация формы S. Leavitt в 1905 г. Под гомеозисом понимают явление, при котором одна часть организма становится подобна другой, т. е. существует возможность выражения признаков разных частей в одном месте, иначе это — возможность проявления факторов, отвечающих за формирование какой-либо части, в месте заложения другой части. По мнению Sattler, различные проявления гомеозиса ботаники обычно описывают как метаморфозы, модификации, уродства. Чаще всего эти явления объясняют с позиций таких концепций, как перенос функций, гетеротопия, гетерохрония и др.

Структура листа *C. millefolium* является, с нашей точки зрения, примером проявления гомеозиса и показывает его значение в становлении одной из форм листа покрытосеменных. При этом происходит перенос на зачаток листа механизмов развития побеговой системы. В этом аспекте по-новому воспринимается тезис Arber о листе как неполном побеге, стремящемся взять на себя роль родительского побега.

Как мы уже отмечали (Гендельс, 1990а), развитие листа и побега — два взаимосвязанных и взаимозависимых процесса. Характер связей между развитием листа и побега, их изменение в эволюции и определяют, какие программы найдут свое выражение при их формировании. Как нам представляется, изменение характера связей между листом и побегом в значительной степени определяет изменение всей побеговой структуры растения, и в том числе листа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гендельс Т. В. Проводящая система листа у представителей рода *Magnolia* (*Magnoliaceae*) // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 5. С. 667—675. — *Гендельс Т. В.* О некоторых проблемах морфологии листа покрытосеменных и подходах к их решению // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 9. С. 1224—1234. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с. — *Arber A.* The interpretation of leaf and root in the Angiosperms // Biol. Rev. 1941. Vol. 16, N 2. P. 81—105. — *Bergann F., Bergann L.* Zur Entwicklungsgeschichte des Angiospermenblattes. 5. Über die Anlegung von Blättern und Blühtenorganen im Lichte klassischer und modernen Histogeneseforschung // Biol. Zbl. 1984. Bd 103, N 6. S. 655—675. — *Jeune B.* Modele empirique du développement des feuilles de dicotylédones // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1981. Vol. 3, N 4. P. 433—459. — *Jeune B.* Morphogénèse foliaire du *Rhus typhina* L. (*Anacardiaceae*) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1987. Vol. 9, N 4. P. 445—457. — *Krüssmann G.* Handbuch der Laubgeholze. Band 1. Berlin; Hamburg: Verlag P. Parey. 1976. 486 s. — *Sattler R.* Homeosis in plants // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, N 10. P. 1606—1617.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 VI 1990.

УДК 630.811.1(634.745) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

М. У. Умаров, Е. С. Чавчавадзе

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RHAMNUS* (*RHAMNACEAE*) ИЗ УЩЕЛЬЯ РЕКИ АРМХИ (ВОСТОЧНЫЙ КАВКАЗ)

M. U. UMAROV, E. S. CHAVCHAVADZE. ANATOMICAL FEATURES OF WOOD OF SOME SPECIES OF THE GENUS *RHAMNUS* (*RHAMNACEAE*) FROM THE CANYON OF ARMHA RIVER (EASTERN CAUCASUS)

Рассмотрены результаты анатомического изучения древесины трех видов рода *Rhamnus* (*Rh. cathartica, Rh. pallasii, Rh. depressa*), произрастающих на южных склонах ущелья на высоте 1100—1115 м над ур. м. Структура древесины этих видов, имея единый план строения, значительно отличается количественными показателями. На основании проведенного анализа и статистической обработки данных на ЭВМ выделены 3 группы признаков, позволяющих судить о большей или меньшей достоверности различия видов, обитающих в экологически сходных условиях. Отмечено, что по мере снижения энергии роста в ряду *Rh. cathartica* → *Rh. pallasii* → *Rh. depressa* средние значения большинства анатомических признаков заметно уменьшаются.

Род *Rhamnus* L. во флоре СССР представлен 19 видами, распространенными главным образом на Кавказе, в Средней Азии, на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока (Грубов, 1949). Это небольшие деревья и кустарники, некоторые из них используются в медицине, а также как медоносы и декоративные растения.

Анатомическое строение древесины представителей рода *Rhamnus* неоднократно являлось предметом изучения (Никитин, 1938; Гаммерман и др., 1946; Вихров, 1959; Greguss, 1959; Яценко-Хмелевский и др., 1983), однако детальное ксилотомическое их описание с использованием количественных параметров ранее никем не проводилось.

Нами исследована древесина трех видов жестеров (*Rh. cathartica* L., *Rh. pallasii* Fisch., *Rh. depressa* Grub.), собранных на высоте 1100—1115 м над ур. м. на южном склоне ущелья р. Армхи (Восточный Кавказ). Образцы древесины каждого вида взяты в 3-кратной повторности на расстоянии 7—10 см выше корневой шейки. Приготовление препаратов, описание и измерение элементов ксилемы проводили по методике А. А. Яценко-Хмелевского (1954). Результаты статистической обработки первичных данных на ЭВМ по 21 анатомическому признаку приведены в таблицах 1—3.

Древесина жестеров красива, отличается интересной текстурой, стойкой окраской и большой твердостью, она может быть использована в токарных и столярных работах (Яценко-Хмелевский и др., 1983).

В состав древесины представителей рода *Rhamnus* входят членики сосудов, трахеиды, волокна либриформа, клетки лучевой и древесинной паренхимы.

Годичные кольца выражены отчетливо, ширина их варьирует в пределах 244—1489 мкм у *Rh. cathartica*, 122—856 мкм у *Rh. pallasii* и 81—367 у *Rh. depressa.*

Древесина рассеяннососудистая, просветы сосудов на поперечном сечении одиночные и собраны в более или менее крупные группы радиального, зигзагообразного или диагонального расположения (рамноидный рисунок). Эти группы постепенно сужаются, образуя сетку, ограничивающую участки основной массы древесины (Гаммерман и др., 1946). Сосуды многочисленные, на границе годичных колец в ранней древесине чаще всего образуют непрерывный ряд.

Членики сосудов средней длины (167—278 мкм) с короткими и длинными клювиками, либо лишены их; перфорации простые, расположены на боковых, реже поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная, в исключительных случаях (*Rh. depressa*) супротивная; поры крупных или средних размеров, многочисленные или редкие, свободные, иногда сближенные и сомкнутые;

окаймления пор округлые, реже щелевидные (*Rh. depressa*), при сомкнутом расположении пор — 6-угольные (*Rh. cathartica*). Спиральные утолщения отчетливые, присутствуют у подавляющего большинства сосудов, лишь иногда в широких члениках могут отсутствовать (*Rh. depressa*). Сосудисто-паренхимная поровость свободная, полуокаймленные поры расположены диффузно, очередно и супротивно.

Трахеиды, сопровождающие сосуды, с большим числом округлых или овальных пор, имеющих вытянутые или щелевидные отверстия. Спиральные утолщения имеются (*Rh. pallasuii*) или отсутствуют. Трахеиды, не связанные в своем расположении с сосудами, вытянутой формы с заостренными концами и крупными окаймленными порами.

Волокна либриформа, образующие основную массу древесины, — от коротких до средних (195—657 мкм), с тонкими или сильно утолщенными оболочками и редкими простыми, обычно щелевидными, порами.

Древесинная (тяжевая) паренхима очень скудная апотрахеального типа (терминальная и диффузная), а также паратрахеального типа (вазицентричная).

У изученных видов отмечены все типы древесинных лучей — от отчетливо гетерогенных до гомогенных, однако, для жестера Палласа и жестера прижатого более характерен последний тип. Лучи контактные, 2—3-рядные, у *Rh. depressa*, кроме того, 4—6-рядные, иногда и более широкие. На поперечном срезе лучи могут быть шире и у́же сосудов; встречаясь с сосудами, они не изгибаются, переходя из одного годичного слоя в другой — не расширяются. На тангентальном срезе лучи линейные и веретеновидной формы, в последнем случае они имеют короткие или длинные однорядные окончания, иногда лишены их. Нередко

ТАБЛИЦА 1

Средние значения ширины годичного кольца и признаков трахеальных элементов в древесине 3 видов рода *Rhamnus*

Номер обр.	Ширина годичного кольца, мкм	Число сосудов в поле зрения (0.62 мм^2)			Диаметр сосудов, мкм			Длина члеников сосудов, мкм	Длина волокнистых элементов, мкм	Удельный объем сосудов,%		
		общее	одиночных	сгруппированных	одиночных	сгруппированных	средний			общий	одиночных	сгруппированных
					I. *Rh. cathartica*							
1	890.10	11.65	4.15	6.85	26.03	19.52	22.73	272.10	411.64	11.12	4.52	6.60
2	897.60	10.37	4.42	5.95	25.44	19.82	22.63	278.02	410.20	10.40	4.16	6.16
3	890.90	10.30	3.90	6.30	26.60	19.32	22.96	265.20	404.25	8.84	3.42	5.80
					II. *Rh. pallasii*							
1	304.60	9.30	3.25	6.05	19.42	19.80	19.61	170.84	364.16	11.96	6.36	5.60
2	303.40	9.60	3.44	6.15	18.52	21.51	20.02	188.64	394.52	9.72	5.12	4.60
3	318.60	9.60	3.45	6.15	19.42	18.68	19.05	200.37	438.50	11.08	5.40	5.68
					III. *Rh. depressa*							
1	172.23	5.90	2.40	3.50	30.12	20.78	25.45	167.32	388.02	9.20	4.64	4.56
2	176.84	6.40	2.60	3.80	27.70	19.83	23.77	177.78	392.92	9.92	4.04	5.88
3	170.92	5.80	2.40	3.40	27.72	18.66	23.19	168.46	375.22	10.27	4.20	6.07
					Критерий Стьюдента							
I—II	107.59	2.82	4.74	0.94	15.30	−0.53	10.86	9.10	0.44	−0.85	−3.21	2.14
II—III	26.07	16.44	9.80	20.44	−10.95	0.23	−6.23	1.67	0.61	1.55	3.20	−0.35
I—III	241.49	9.94	10.28	3.71	−2.86	−0.32	−1.97	20.23	4.06	0.43	−0.70	1.29

Примечание. При числе степеней свободы $V=n_1+n_2-2=4$ и 5%-ном уровне значимости достоверное значение $t=2.78$.

2—3 многорядных луча, сливаясь своими однорядными окончаниями, образуют очень высокий луч (*Rh. pallasii, Rh. depressa*). Слойность лучей (число клеток по высоте) у разных видов значительно колеблется. Например, у жестера слабительного высота 1-рядных лучей составляет 3—23 клетки, 2—3-рядных — 8—29 клеток, у жестера Палласа — 2—12 и 10—42 клетки, у жестера прижатого — 2—10 и 6—138 клеток соответственно. На радиальном срезе гетерогенные лучи состоят из стоячих, квадратных и лежачих клеток; слабогетерогенные — в основном из квадратных и лежачих клеток; клетки гомогенных лучей сильно вытянуты вдоль их оси. У жестера Палласа изредка встречаются агрегатные (ложноширокие) лучи, насчитывающие в своем составе от 2 до 8 трех-четырехрядных лучей.

Структура древесины представителей рода *Rhamnus* имеет единый план строения, отличаясь в основном количественными показателями (табл. 1, 2). Так, у каждого рассмотренного вида сгруппированные сосуды по числу преобладают над одиночными. Слойность, линейная высота и удельный объем однорядных лучей всегда больше, чем дву-многорядных. Все три вида характеризуются достаточно плотной и тяжелой древесиной.

ТАБЛИЦА 2

Средние значения признаков лучевой паренхимы в древесине 3 видов рода *Rhamnus*

Номер обр.	Число лучей на 1 мм			Высота лучей в клетках (слойность)		Линейная высота лучей мкм		Удельный объем лучей, %		
	всего	одно-рядных	дву-многорядных	одно-рядных	дву-многорядных	одно-рядных	дву-многорядных	всего	одно-рядных	дву-многорядных
					I. *Rh. cathartica*					
1	6.76	1.76	5.00	8.05	16.22	143.58	201.76	12.08	1.88	10.20
2	6.72	1.72	5.00	7.52	17.30	137.50	190.64	11.96	1.96	10.00
3	6.20	1.40	4.56	7.26	16.40	143.28	194.16	10.40	1.29	9.12
					II. *Rh. pallasii*					
1	6.00	1.60	4.40	6.38	19.42	102.40	157.42	12.24	1.60	10.64
2	5.52	1.40	4.12	5.98	19.04	102.48	158.32	11.20	1.40	10.20
3	5.44	1.32	4.12	6.37	19.44	106.38	155.76	9.96	1.32	8.63
					III. *Rh. depressa*					
1	4.88	0.92	3.98	4.52	31.54	89.36	176.78	15.12	0.96	14.16
2	4.88	0.96	3.92	4.80	30.94	97.18	176.64	14.80	0.92	13.88
3	4.88	0.92	3.96	4.76	30.60	101.60	179.28	14.96	1.00	13.96
					Критерий Стьюдента					
I—II	3.60	1.32	3.68	5.11	−7.41	15.87	11.39	0.40	1.15	−0.07
I—III	4.42	6.00	2.82	9.80	−38.56	2.02	−17.90	−5.75	5.55	−6.78
II—III	9.31	6.04	6.15	11.74	−33.25	11.10	5.29	−6.33	3.45	−12.35

Примечание. При числе степеней свободы $V=n_1+n_2-2=4$ и 5 %-ном уровне значимости достоверное значение $t=2.78$.

Сравнивая каждый вид с двумя другими, можно все же наблюдать заметные количественные различия между ними (табл. 1, 2). Например, средние значения 8 признаков древесины *Rh. depressa* значительно ниже, чем у *Rh. cathartica* и *Rh. pallasii*. Это ширина годичного кольца, густота сосудов, линейная высота, число на 1 мм, слойность и объем однорядных лучей, суммарная густота и число дву-многорядных лучей. Средние значения других признаков (диаметр одиночных сосудов, слойность и удельный объем дву-многорядных лучей, общий объем лучей), напротив, выше, чем у двух других видов. Иначе говоря, *Rh. depressa* достоверно отличается от двух других видов большинством изученных признаков. Он имеет, кроме того, самые короткие волокна либриформа и членики сосудов, а также наиболее широкий средний диаметр последних. Однако различия по указанным особенностям не всегда достоверны и проявляются нередко как четко выраженная тенденция. Высокая степень витализации древесины этого вида объясняется в основном присутствием более широких лучей (несмотря на меньшую их густоту), резко увеличивающим суммарный объем паренхимной ткани.

Большой линейный размер 2—3-рядных лучей характерен для *Rh. cathartica* и *Rh. pallasii*. Однако в древесине жестера слабительного, в отличие от жестера Палласа, наблюдаются более широкие годичные кольца, сосуды расположены плотнее, членики сосудов длиннее, на 1 мм древесины приходится меньше двух многорядных лучей, однорядные лучи имеют меньшую, а многорядные — большую слойность и т. д. (табл. 1, 2). Различия между этими видами по рассмотренным признакам достоверны.

На основании проведенного анализа анатомического строения древесины 3 видов рода *Rhamnus* из одного местообитания по количественным показателям можно выделить следующие группы признаков (табл. 3):

ТАБЛИЦА 3

Оценка количественных различий между сравниваемыми древесинами видов рода *Rhamnus*

№ п.п.	Наименование признаков	Значимость различий между сравниваемыми видами		
		Rh. cathartica, *Rh. pallasii*	*Rh. depressa*, *Rh. cathartica*	*Rh. pallasii*, *Rh. depressa*
1	Ширина годичного кольца	+++	+++	+++
2	Всего сосудов	+++	+++	+++
3	Одиночных сосудов	+++	+++	+++
4	Сгруппированных сосудов	++	+++	+++
5	Диаметр одиночных сосудов	+++	+++	+++
6	Диаметр сгруппированных сосудов	+	+	+
7	Средний диаметр сосудов	+++	+++	++
8	Длина члеников сосудов	+++	++	+++
9	Длина волокон либриформа	+	++	+++
10	Объем сосудов — общий	++	++	+
11	Объем одиночных сосудов	+++	+++	++
12	Объем сгруппированных сосудов		+	++
13	Всего лучей на 1 мм	+++	+++	+++
14	1-Рядных лучей на 1 мм	++	+++	+++
15	2-Многорядных лучей на 1 мм	+++	+++	+++
16	Слойность 1-рядных лучей	+++	+++	+++
17	Слойность 2-многорядных лучей	+++	+++	+++
18	Высота 1-рядных лучей, мкм	+++	++	+++
19	Высота 2-многорядных лучей, мкм	+++	+++	+++
20	Объем лучей — общий	+	+++	+++
21	Объем 1-рядных лучей	++	+++	+++
22	Объем 2-многорядных лучей	+	+++	+++

Примечание. «+» — различия между видами проявляются в виде слабой тенденции или отсутствуют; «++» — различия проявляются в виде четкой тенденции: «+++» — различия между видами достоверны.

1. Признаки, средние значения которых достоверно отличаются у каждого вида: ширина годичного кольца, число сосудов на единицу площади (общее и одиночных), диаметр одиночных сосудов, общее число лучей на 1 мм, число и линейная высота двух-многорядных лучей, слойность лучей.

2. Признаки, по которым виды не всегда различаются достоверно: густота сгруппированных и объем одиночных сосудов, средний диаметр и длина члеников сосудов, линейная высота и число однорядных лучей на 1 мм, суммарный и частный объемы лучей, длина волокон либриформа.

3. Признаки, не позволяющие достоверно различать виды: общий объем сосудов, диаметр и объем сгруппированных сосудов.

Признаки первой и отчасти второй группы, имеющие достоверные различия между сравниваемыми видами, могут быть использованы в диагностике.

Различия, отмеченные в количественном выражении ксилотомических признаков, коррелируют с биологическими особенностями изученных растений. По мере снижения энергии роста в ряду *Rh. cathartica* → *Rh. pallasii* → *Rh. depressa* средние значения большинства признаков тоже заметно уменьшаются (табл. 1, 2). По-видимому, это связано со спецификой адаптации водопроводящего комплекса видов рода *Rhamnus* в процессе их становления, протекавшего под давлением экотипических и биотических факторов. Процесс этот, очевидно, сопровождался количественными и качественными перестройками разного уровня: биохимического, физиологического, морфологического и др. Адаптивные изменения, наблюдаемые в древесине каждого рассмотренного вида, варьируют в пределах нормы реакций генотипа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 132 с. — *Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л.* Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 143 с. — *Грубов В. И.* Монографический обзор рода *Rhamnus* // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Серия 1. 1949. Вып. 8. С. 245—423. — *Никитин А. А.* Сравнительно-анатомическое исследование вторичной древесины сем. *Rhamnaceae* флоры СССР // Растительное сырье. Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Сер. 5. Вып. 1. С. 215—288. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с. — *Яценко-Хмелевский А. А., Лебеденко Л. А., Никонорова Е. В.* Строение древесины кустарниковых пород флоры СССР. Л.: Изд-во ЛТА, 1983. 56 с. — *Greguss P.* Holzanatomie der europäischen Laubholzer und Sträuscher. Budapest: Akademia Kiado, 1959. 330 p.

Чечено-Ингушский государственный
университет им. Л. Н. Толстого,
Грозный,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1990.

УДК 581.4 : 582.717

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Л. А. Гуркина

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SAXIFRAGACEAE* НА ПЕРВОМ ГОДУ ЖИЗНИ

L. A. GURKINA. PATTERN OF DEVELOPMENT IN SOME GRASSY HERBACEOUS *SAXIFRAGACEAE* DURING THE FIRST YEAR OF THEIR LIFE CYCLE

Исследована морфология проростков и ювенильных растений 7 родов сем. *Saxifragaceae* (*Astilbe, Bergenia, Saxifraga, Tiarella, Heuchera, Mitella, Boykinia*). Показано, что в первый год жизни развитие изученных видов происходит более или менее единообразно. Форма семядолей однотипная, эпикотиль не развит у всех видов. Для родов *Astilbe* и *Bergenia* отмечены характерные комплексы признаков проростков. Различия на уровне вида более четкие, но обычно сводятся к количественным параметрам. Показано, что уже на ранних стадиях онтогенеза могут быть выявлены морфологические признаки, определяющие в дальнейшем основные черты жизненных форм взрослых растений.

Семейство *Saxifragaceae* представляет собой морфологически разнородную группу, объем и таксономические отношения которой до сих пор остаются спорными и постоянно пересматриваются (Cronquist, 1988; Hutchinson, 1969;

Тахтаджян, 1987, и др.). Сейчас наряду с традиционными исследованиями семейства для разработки системы таксонов используются новые комплексы признаков. В частности, были проведены исследования стереоструктуры экзины пыльцевых зерен (Hideux, Ferguson, 1976), изучены кариотипы некоторых родов (Soltis, 1987), исследованы флавоноиды (Bohm et al., 1986), получены данные по анатомии трихомов (Gornall, 1986), проведено изучение кристаллов в листьях (Gornall, 1987), исследована анатомия семян (Кульбаева, 1988). В последнее время возрос интерес систематиков к биоморфологическим признакам, и среди них 'наибольшее внимание уделяется особенностям строения проростков — признаку, долгое время остававшемуся практически забытым (Stebbins, 1971; Tomlinson, 1984). Существуют примеры успешного использования характерных особенностей прорастания растений и морфологических признаков проростков для выяснения естественных границ таксонов и их родства между собой (Васильченко, 1946; Конечная, 1988; Olowokudejo, 1986; Шулькина, 1974). Данные такого рода дают дополнительные диагностические признаки особенно для тех таксонов, объем и границы которых нуждаются в уточнении. В литературе имеются сведения о начальных этапах онтогенеза представителей различных семейств (Csapody, 1968; Duke, 1969; Пидотти, 1967; Vogel, 1980, и др.), но конкретно по видам сем. *Saxifragaceae* такие данные носят фрагментарный характер (Lubbock, 1892; Vogel, 1980). Поэтому представлялось интересным исследовать особенности развития растений первого года жизни у ряда видов этого семейства. Подобное исследование наиболее интересно в плане определения путей и способов формирования жизненных форм, поскольку в состав семейства входят растения разных жизненных форм, в частности, безрозеточные и розеточные, длинно-, короткокорневищные и кистекорневые.

Настоящая работа проведена с целью изучения проростков и растений первого года жизни в пределах разных родов сем. *Saxifragaceae* для выяснения сходных и отличительных морфологических признаков соответствующих жизненных форм на ранних этапах развития. Под «проростком» в данной работе понимается то состояние ювенильного растения, развивающегося из семени, при котором семядоли еще не отпали (Vogel, 1980 : 22). Семейство *Saxifragaceae* и его таксономическое деление принимаются в объеме, предложенном А. Л. Тахтаджяном (1987). Система Тахтаджяна предусматривает выделение в семействе трех триб и в их пределах — 29 родов. Объектами исследований явились представители 7 родов, принадлежащие к двум трибам (*Astilbeae* и *Saxifrageae*) и произрастающие как на территории СССР, так и за его пределами. Виды наиболее крупного рода — *Saxifraga* — распределены по секциям в соответствии с системой, разработанной A. Engler (1891). В процессе работы были изучены сроки прорастания семян, форма и размеры семядолей, опушение, строение гипокотиля и эпикотиля, время появления первых листьев, их расположение и форма. В отдельных случаях приведены данные о подземных органах. Измерения выполняли на 5—10 экземплярах для каждого вида. Растения выращивали из семян, собранных в природе (*Saxifraga hirculus* и *S. bronchialis* subsp. *funstonii*), а также полученных из коллекций ботанических садов. Семена высевали в 1988 г. (II, IV месяцы) и в 1989 (III, IV, V, VI месяцы). Наблюдения проводили регулярно через каждые 5 дней. Общую длину проростка, включая гипокотиль и корень, измеряли при развитых семядолях, но до появления настоящих листьев.[1] Для правильной идентификации жизненных форм и типов ветвления было необходимо фиксировать осеннее состояние растений.

---

[1] Числовые данные общей длины проростков, длина гипокотиля и размеры семядолей всех изученных видов приведены в таблице.

Триба *Astilbeae.*

Род *Astilbe.* Исследованные виды: *A. chinensis, A. grandis, A. rivularis.*

Astilbe rivularis (см. рисунок, *1*). Тип прорастания у *A. rivularis*, как и у всех исследованных видов, надземный. Первые всходы появляются на 8-й день после посева. Прорастание довольно дружное. Семядоли продолговато-яйцевидные, голые. Первый лист появляется через неделю. Его пластинка округлая, по краю зубчатая, может быть голой или покрыта единичными волосками. Эпикотиль не развит, листья располагаются непосредственно над семядолями. Через 1—1.5 мес развитие главного корня прекращается, гипокотиль слегка утолщается и развивается система гипокотильных и стеблевых корней. Осенью растение имеет розетку из 3—7 листьев.

Аналогичным образом происходит развитие проростков *A. chinensis* и *A. grandis*. Морфологические различия заключаются только в разной величине семядолей. Кроме того,у *A. grandis* позже, чем у других исследованных видов, появляется первый лист (через месяц), а у *A. chinensis* главный корень долго не прекращает рост.

Триба *Saxifrageae.*

Род *Bergenia.* Исследованные виды: *B. cordifolia, B. crassifolia, B. pacifica, B. purpurascens.*

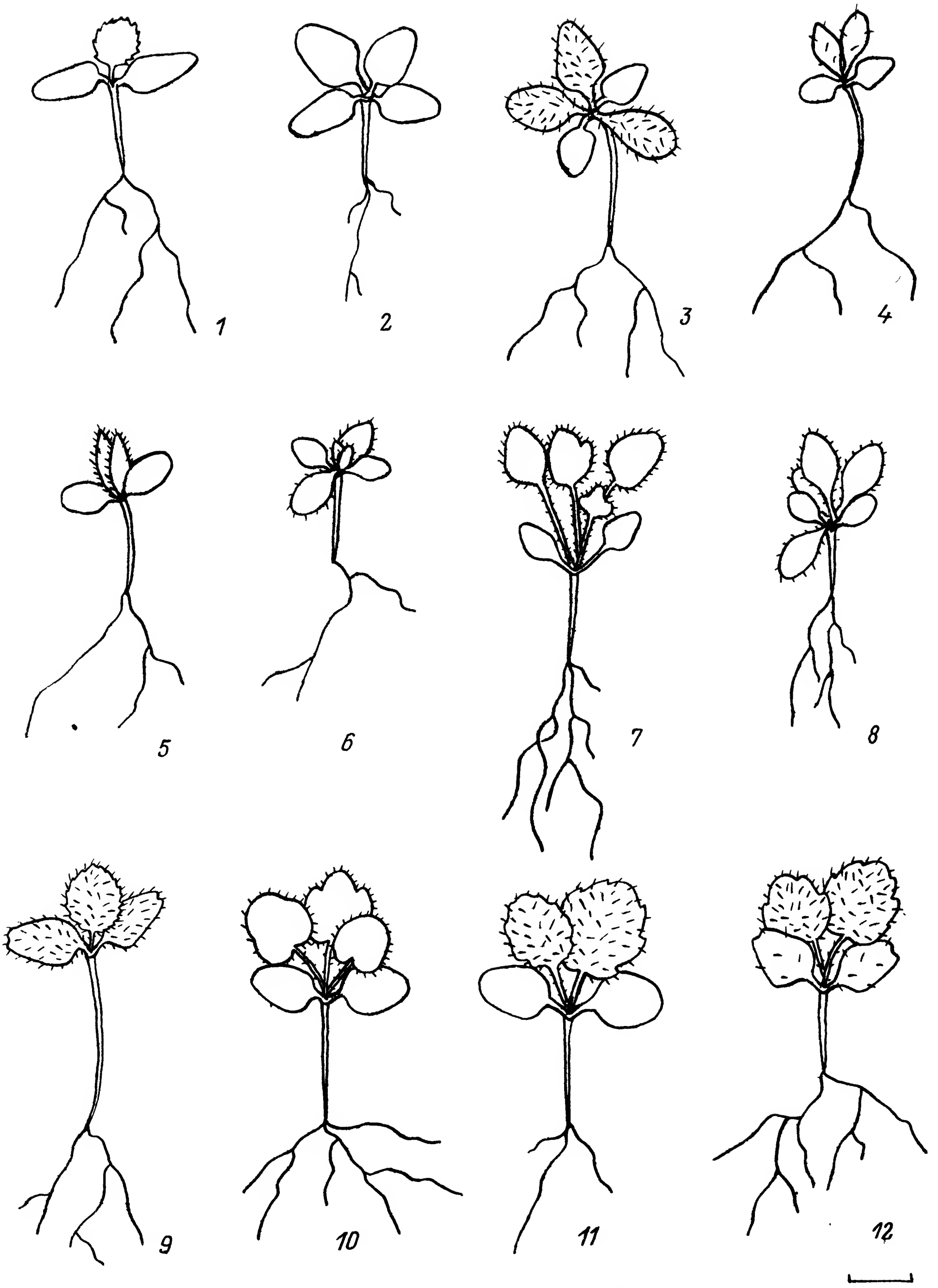
Bergenia pacifica (см. рисунок, *2*). Первые всходы появились на 16-й день после посева. Семядоли продолговато-яйцевидные, плотные, кожистые, блестящие, не опушенные. Первый лист появляется через 3 недели. Его пластинка яйцевидная, немного удлиненная, цельнокрайная, не опушенная. Эпикотиль не развит, листья сближены и расположены непосредственно над семядолями. Осенью первого года растение имеет укороченный розеточный побег с 3—4 листьями, близкими по форме к взрослым, и более или менее разветвленную систему главного и придаточных корней.

Первые этапы развития и морфология проростков *B. pacifica* во многом сходны с таковыми других исследованных видов. Различия незначительны и заключаются лишь в сроках появления всходов и первых листьев, размерах семядолей и в том, что пластинка первого листа *B. cordifolia* может быть опушена редкими длинными волосками.

Род *Saxifraga.* Исследованные виды: *S. ajugifolia, S. bronchialis* subsp. *funstonii, S. cebennensis, S. continentalis, S. cotyledon, S. geranioides, S. hirculus, S. irrigua, S. latepetiolata, S. marginata, S. moschata, S. paniculata, S. paniculata* subsp. *cartilaginea, S. pseudolaevis.*

Saxifraga hirculus (секция *Hirculus*) (см. рисунок, *3*). Всходы появляются через месяц после посева. Семядоли яйцевидные, слегка удлиненные. Первая пара листьев появляется через 12 дней после прорастания, пластинки их цельнокрайные, форма близка к форме семядолей, на поверхности имеются волоски, более длинные — по краю пластинки. Начиная с 3-го—5-го листа, его пластинка на верхушке с 1—3 зубчиками. Эпикотиль не развит. Осенью растение имеет удлиненный побег около 10 см длиной с 15—20 листьями, базальные листья по мере развития отмирают. Через 3 мес после появления всходов в пазухах большинства срединных листьев образуются новые побеги. Подземные органы представляют собой малоразветвленную систему главного и придаточных корней длиной около 50—70 мм.

Saxifraga ajugifolia (секция *Dactyloides*) (см. рисунок, *4*). Всходы появляются через 2 недели после посева. Семядоли яйцевидные, немного вытянутые, верхушка слегка заостренная; не опушенные. Первая пара листьев появляется через 3 недели после всходов. Пластинки их цельнокрайные, плавно



Проростки видов сем. *Saxifragaceae*.

1 — Astilbe rivularis, 2 — Bergenia pacifica, 3 — Saxifraga hirculus, 4 — S. ajugifolia, 5 — S. bronchialis subsp. *funstonii, 6 — S. paniculata, 7 — S. irrigua, 8 — S. marginata, 9 — Tiarella cordifolia, 10 — Heuchera chlorantha, 11 — Mitella pentandra, 12 — Boykinia aconitifolia.*
Масштабная линейка — 1 см.

переходящие в черешок; на поверхности имеются единичные волоски. Форма 5-го—7-го листа близка к форме листа взрослого растения. Эпикотиль не развит. Через 5 мес в пазухах срединных листьев образуются новые побеги. Осенью первого года жизни растение имеет удлиненный побег до 6 см высотой и малоразветвленные системы главного и придаточных корней.

Представители остальных исследованных видов развиваются подобным образом и различаются размерами семядолей, наличием опушения на них, сроками появления, несколько иной формой и характером опушения (которое иногда вообще отсутствует) первых листьев, а также типом побега (удлиненный, укороченный) осенью первого года.

Saxifraga bronchialis subsp. *funstonii* (секция *Trachyphyllum*) (см. рисунок, *5*). Первые всходы появляются через 35 дней после посева. Семядоли эллиптические или продолговато-яйцевидные, голые. Первая пара листьев появляется через 2 недели. Пластинка листьев широко-ланцетная, цельнокрайная, опушена по краю редкими длинными волосками. Эпикотиль не развит. Через 3 мес после всходов в пазухах некоторых листьев образуются новые побеги. Осенью первого года растение имеет побег до 3—4 см длиной с 15—22 листьями и слабо разветвленную систему главного и придаточных корней.

Saxifraga paniculata (секция *Euaizoonia*) (см. рисунок, *6*). Всходы появляются через месяц после посева. Семядоли яйцевидные, голые. Первая пара листьев появляется через 14—16 дней. Пластинка их яйцевидная или округлая, цельнокрайная, верхушка немного заостренная. По краю пластинки имеются единичные волоски и выделяются кристаллы белого цвета, известные по литературе как кристаллы извести. Эпикотиль не развит. Через 6 мес первые листья начинают отмирать, и в пазухах некоторых срединных листьев образуются новые побеги. Осенью первого года растение имеет розетку из 15—25 листьев и сильно разветвленную систему главного и придаточных корней.

Исследование проростков двух других представителей этой секции — *S. cotyledon* и *S. paniculata* subsp. *cartilaginea* — показали, что они развиваются подобно проросткам *S. paniculata* и морфологические различия незначительны.

Saxifraga irrigua (секция *Nephrophyllum*) (см. рисунок, *7*). Всходы появляются через две недели после посева. Семядоли яйцевидные, голые, черешок длинный (около 4 мм). Первый лист появляется через неделю после всходов. Пластинка его эллиптическая или округло-яйцевидная, цельнокрайная. Имеется опушение по краю. Черешок до 7 мм длиной. Второй лист также цельнокрайный, его пластинка более округлая, чем у первого. Начиная с третьего листа на пластинке имеется 1—3 зубчика; 5-й—7-й листья близки по форме к листьям взрослого растения. Эпикотиль не развит. Через 2 мес после появления всходов первые листья начинают отмирать. Осенью первого года растение имеет укороченный розеточный побег с 30—40 листьями, в пазухах некоторых из них начинают развиваться новые побеги. Подземные органы представлены довольно длинным и жестким главным корнем, на котором имеются немногочисленные боковые корни, и разветвленной системой придаточных корней.

Сходным образом развиваются проростки *S. latepetiolata*. Отличия заключаются в более мелких семядолях растений этого вида, в том, что первый лист у них опушен по всей поверхности, и в том, что система главного корня довольно сильно разветвленная.

Saxifraga marginata (секция *Kabschia*) (см. рисунок, *8*). Первые всходы появляются на 10-й—11-й день после посева. Семядоли продолговато-яйцевидные или эллиптические, голые. Первая пара листьев появляется через месяц. Пластинка их эллиптическая, яйцевидная или округлая, на верхушке немного заостренная, цельнокрайная, по краю имеются редкие волоски. Начиная с 5-го—6-го листа их форма близка к форме листьев взрослого растения. Через 2.5 мес в пазухах первых листьев образуются новые побеги, а через 5 мес первые листья начинают отмирать. Осенью первого года растение имеет удлиненный побег до 5—6 см длиной с 20—25 листьями. Корневая система мочковатая, главный корень сохраняется.

Развитие проростков *S. pseudolaevis* происходит аналогично. Незначительные морфологические различия заключаются в иных размерах гипокотиля и семядолей, иных сроках появления и характере опушения первых листьев, сроках образования боковых побегов.

Род *Tiarella*. Исследованный вид *T. cordifolia*.

Tiarella cordifolia (см. рисунок, *9*). Всходы появляются через 15—17 дней после посева и затем в течение 3 мес. Семядоли яйцевидные, опушенные, на верхушке имеется небольшая выемка, первый лист появляется через 10—12 дней. Его пластинка округлая, слабозубчатая, опушенная. Эпикотиль не развит. Форма 5-го листа близка к форме листьев взрослого растения. Осенью первого года растение имеет розетку из 6—8 листьев и мочковатую корневую систему.

Род *Heuchera*. Исследованные виды: *H. chlorantha, H. cylindrica, H. grossularifolia, H. himalayensis, H. hirsuticaulis, H. micrantha, H. villosa.*

Heuchera chlorantha (см. рисунок, *10*). Первые всходы появляются через 16—18 дней после посева. Семядоли яйцевидные или эллиптические, голые. Первый лист появляется через 3—5 дней. Его пластинка округлая, с сердцевидным основанием, цельнокрайная, по краю имеется опушение. Эпикотиль не развит. Форма 4-го—5-го листа близка к форме листа взрослого растения. Осенью первого года растение имеет розетку из 14—18 листьев и мочковатую корневую систему.

Подобным образом развиваются проростки других исследованных видов этого рода, незначительно различаясь по количественным и временным параметрам, а также по форме и характеру опушения семядолей, типу края первых листьев, наличию боковых побегов, и тому, что у некоторых видов к концу первого года главный корень и часть придаточных значительно утолщаются в основании.

Род *Mitella*. Исследованные виды: *M. ovalis, M. pentandra.*

Mitella pentandra (см. рисунок, *11*). Всходы появляются через две недели после посева, а первый лист — спустя 15—17 дней. Эпикотиль не развит. Осенью первого года растение имеет розетку из 6—7 листьев и маларазветвленную систему главного и придаточных корней.

Развитие проростков *M. pentandra* во многом совпадает с развитием проростков *M. ovalis*. Основное морфологическое различие проростков заключается в том, что семядоли *M. ovalis* опушенные и имеют небольшую выемку на верхушке пластинки.

Род *Boykinia*. Исследованные виды: *B. aconitifolia, B. tellimoides.*

Boykinia aconitifolia' (см. рисунок, *12*). Всходы появляются через 14—16 дней после посева. Семядоли яйцевидные или широко-яйцевидные со слабо выемчатой верхушкой, покрыты редкими волосками. Первый лист появляется через 20 дней. Его пластинка округлая или яйцевидная, по краю слабогородчатая, опушенная. Эпикотиль не развит. Форма 3-го листа близка к форме листа взрослого растения. Осенью первого года растение имеет розетку из 4—7 листьев и мочковатую корневую систему, главный корень сохраняется.

Морфологическое строение и начальные этапы развития проростков *B. aconitifolia* во многом сходны с таковыми у *B. tellimoides*. Отличия незначительны и в основном заключаются в размерах гипокотиля и семядолей.

Обобщая результаты наблюдений, следует сказать следующее. Все исследованные виды характеризуются надземным прорастанием. Наиболее короткий период между посевом и появлением первых всходов у всех исследованных представителей рода *Astilbe* (8—11 дней), а наиболее длинный — у некоторых видов родов *Heuchera* (до 30 дней) и *Saxifraga* (до 35 дней). Общая длина проростка варьирует от 15 мм (*Bergenia crassifolia*) до 50 мм (*Saxifraga irrigua*), а длина гипокотиля от 3—4 мм (*Saxifraga paniculata*) до 15 мм (*Boykinia tellimoides, Saxifraga pseudolaevis*). Семядоли эллиптические, яйцевидные или округлые, иногда с легкой выемкой на верхушке, как правило голые, редко имеют на поверхности единичные волоски или бывают опушены. Размеры семядолей колеблются довольно сильно (см. таблицу): самые мелкие — у *Heuchera villosa* и *Saxifraga continentalis*, самые крупные — у *Bergenia purpurascens* и *Mitella pentandra*. Черешки короткие, обычно 1—3 мм, редко до 4 мм (*Saxifraga irrigua*). Первые листья, как правило, появляются через 10—20 дней, минимальный срок их появления 3—4 дня (*Heuchera cylindrica* и *H. micrantha*), а максимальный — около месяца (*Astilbe grandis, Saxifraga marginata*). В большинстве случаев первые листья сходны по форме с семядолями и отличаются от листьев взрослого растения. У таких видов, как *Saxifraga pseudolaevis, Tiarella cordifolia* и др., форма уже 3-го—4-го листа сходна с формой листа взрослого растения, а у *Saxifraga cebennensis* только 15—20-й лист близок по форме к взрослому. Пластинки первых листьев обычно эллиптические или округлые, цельнокрайные, в отличие от последующих. Исключение составляют виды рода *Astilbe*, у которых

Морфологические признаки проростков сем. *Saxifragaceae*

Виды	Семядоли		Длина гипокотиля, мм	Общая длина проростка, мм
	длина, мм	ширина, мм		
Astilbe chinensis	2—3	2	6—8	30—40
A. grandis	3—5	1.5—3	4—5	35—45
A. rivularis	3—4.5	2	5—6	35—40
Bergenia cordifolia	3—4.5	1.5—2	3—5	20—30
B. crassifolia	4—4.5	2	4—5	15—25
B. pacifica	4—4.5	2	6	20—30
B. purpurascens	6—6.5	3	6	20—30
Boykinia aconitifolia	5	3	5—6	25—35
B. tellimoides	5.5—6	3—3.5	15	25—30
Heuchera chlorantha	5	3	6	25—35
H. cylindrica	3	2	6—7	30—40
H. grossularifolia	2	1	3—5	35—40
H. himalayensis	3	2.5	3—5	25—35
H. hirsuticaulis	3	2	4—7	35—45
H. micrantha	3	3	4	30—40
H. villosa	2	1—1.2	5—6	35—40
Mitella ovalis	5	3.5	8—10	35—45
M. pentandra	6	3	6—7	30—40
Saxifraga ajugifolia	2.5	1.2	3—5	25—30
S. bronchialis subsp. *funstonii*	3	1.5	5—6	30—35
S. cebennensis	4	2	4	20—30
S. continentalis	2	1.2	2—5	25—35
S. cotyledon	3	1.5	5	15—25
S. geranioides	2	1	3—5	25—30
S. hirculus	3	1.5	5—8	20—35
S. irrigua	2—4	1.5—3	3—5	40—50
S. latepetiolata	2.5	1.5	3—5	25—40
S. marginata	2	1	4—6	25—35
S. moschata	2.2	2	4—5	25—35
S. paniculata	2	1	3—4	20—30
S. paniculata subsp. *cartilaginea*	3	1.5	5	15—20
S. pseudolaevis	4	3	15	20—30
Tiarella cordifolia	4—5	3—4	10—15	30—40

Примечание. Все измерения выполнены при развитых семядолях, но до появления настоящих листьев.

первый лист отчетливо зубчатый по краю, а также некоторые виды родов *Heuchera, Tiarella, Boykinia* и *Mitella*. Черешки, как правило, короткие, в редких случаях довольно длинные (*Saxifraga irrigua*). Первые листья могут быть голыми, но обычно покрыты единичными волосками или опушены; чаще всего опушение имеется по краю пластинки или в этой области оно наиболее густое. У всех исследованных видов эпикотиль не развит, листья появляются непосредственно над семядолями. Осенью растения имеют розетку из 10—30 листьев или удлиненный побег 5—10 см длиной с довольно короткими междоузлиями, на котором располагаются до 40 листьев. Новые побеги начинают развиваться через 1—6 мес. Подземные органы представляют собой более или менее развитую систему главного и придаточных корней. У *Astilbe grandis* и *A. rivularis* главный корень рано прекращает рост и развивается система гипокотильных и стеблевых корней.

В заключение следует отметить, что в связи с поставленной целью работы в пределах разных родов предполагалось выявить особенности ранних стадий развития и морфологические признаки проростков соответствующих жизненных форм. На основе фактического материала установлено, что проростки и ювенильные растения исследованных видов большей частью развиваются единообразно. В отдельных случаях некоторые роды могут быть отличимы по признакам проростков. В частности, для рода *Bergenia* безусловно является характерным комплекс таких признаков, как форма семядолей, соотношение их длины и ширины, тип края и характер поверхности пластинки семядолей и первых листьев. Также в разной степени, но отчетливо зубчатая пластинка первого листа может с определенной вероятностью указывать на представителя рода *Astilbe*.

Однако для большинства исследованных родов полученные данные не позволили выявить таксоноспецифические признаки проростков и ювенильных растений. В ряде случаев различия между родами практически отсутствуют. Например, изучение начальных этапов онтогенеза *Boykinia tellimoides* — вида, который, по мнению A. Cronquist (Mabberley, 1987), следует выделять в самостоятельный род *Peltoboykinia*, и других видов рода *Boykinia* (в частности, *B. aconitifolia*) показало почти полную их идентичность. Кроме того, в литературе имеется мнение (Rosendahl et al., 1936), что вид *Heuchera hymalayensis* вообще не относится к роду *Heuchera*. Исследование же проростков этого вида показало, что их морфологические признаки во многом совпадают с таковыми других видов рода *Heuchera*. Надо сказать, что наиболее четко различия проявляются на уровне вида, но, как правило, они сводятся к количественным признакам, таким как сроки появления всходов и первых листьев, размеры семядолей, гипокотиля и др. Вместе с тем анализ полученных результатов дает возможность выявить морфологические признаки, которые проявляются у растений уже в первый год жизни и впоследствии определяют характерные черты жизненной формы взрослого растения. Так, например, исследования подземных органов показали, что у всех видов происходит образование более или менее развитой системы придаточных корней гипокотильного или стеблевого происхождения. При этом главный корень в первый год жизни в большинстве случаев сохраняется, но в ходе дальнейшего развития его становится либо невозможно идентифицировать в массе придаточных корней, либо он отмирает. У отдельных видов рода *Heuchera* происходит утолщение главного и придаточных корней в базальной части. Кроме того, следует отметить, что ориентация побегов, и, в частности, корневища, также проявляется довольно рано. Например, у некоторых видов побеги сначала растут вертикально, затем, достигнув определенной фазы у 3—5-месячных растений, полегают, при этом нижние листья отмирают, образуется довольно тонкое корневище, стелющееся по поверхности почвы, а верхняя часть оси побега, как правило, располагается более или менее вертикально (виды рода *Saxifraga*). Взрослые растения таких видов образуют дерновины. У других видов корневище располагается вертикально на протяжении всего жизненного цикла (виды родов *Astilbe, Heuchera, Boykinia, Mitella, Tiarella*). У видов рода *Bergenia* главный побег еще до отмирания семядолей имеет тенденцию к полеганию, т. е. образованию эпигеогенного корневища. У растений, образующих дерновины или подушки, обычно уже в первые месяцы довольно интенсивно идет ветвление и развиваются многочисленные боковые побеги (некоторые виды рода *Saxifraga*). Тогда как другие растения в первый год, как правило, не ветвятся (роды *Astilbe, Bergenia*), либо боковых побегов образуется немного (виды рода *Heuchera*). Таким образом, у исследованных видов уже в первый год можно выявить признаки, которые будут характерны для жизненных форм взрослых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. К вопросу об эволюционном значении морфологических особенностей прорастания цветковых растений // Сб. науч. работ Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, выполненных в Ленинграде за 3 года Вел. Отеч. войны (1941—1943). Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 75—92. — *Конечная Г. Ю.* Род *Senecio* L. в европейской части СССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1988. 16 с. — *Кульбаева Б. Ж.* Сравнительная анатомия семян представителей сем. *Saxifragaceae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1988. 23 с. — *Пидотти О. А.* Определитель всходов однолетних декоративных растений. Л.: Наука, 1967. 123 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Шулькина Т. В.* Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 3. С. 439—447. — *Bohm B. A., Donevan L. S., Bhat U. G.* Flavonoids of some species of *Bergenia, Francoa, Parnassia* and *Lepuropetalon* // Biochem. Syst. Ecol. 1986. Vol. 14, N 1. P. 75—77. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. New York: New York Bot. Gard., 1988. 555 p. — *Csapody V.* Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen. Budapest: Akad. Kiado, 1968. 286 p. — *Duke J. A.* On tropical tree seedlings. 1. Seeds, seedlings, systems, and systematics // Ann. Miss. Bot. Gard. 1969. Vol. 56, N 2. P. 125—161. — *Engler A. Saxifragaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. T. 3, Ab. 2a. S. 41—64. — *Gornall R. J.* Trichome anatomy and taxonomy of *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) // Nord. J. Bot. 1986. Vol. 6, N 3. P. 257—275. — *Gornall R. J.* Foliar crystals in *Saxifraga* and segregate genera (*Saxifragaceae*) // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7, N 3. P. 233—238. — *Hideux M. J., Ferguson J. K.* The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in *Saxifragaceae* sensu lato // Evol. Signif. Exine. 1976. P. 327—377. — *Hutchinson J.* Evolution and phylogeny of flowering plants. London; New York, 1969. 477 p. — *Lubbock J. Saxifragaceae* // Contribution to our knowledge of seedlings. 1892. Vol. 1. P. 505—512. — *Mabberley D. J.* The plant-book. Cambridge: Univ. Press, 1987. 706 p. — *Olowokudejo J. D.* The taxonomic significance of seedling characters in the genus *Biscutella* L. (*Cruciferae*) // Bol. Soc. broter. 1986. 2A. Vol. 59. P. 5—33. — *Rosendahl C. O., Butters F. K., Lakela O.* A monograph on the genus *Heuchera*. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1936. 265 p. — *Soltis D. E.* Karyotypes and relationships among *Bolandra, Boykinia, Peltoboykinia* and *Suksdorfia* (*Saxifragaceae: Saxifrageae*) // Syst. Bot. 1987. Vol. 12, N 1. P. 14—20. — *Stebbins G. L.* Relationships between adaptive radiation, speciation and major evolutionary trends // Taxon. 1971. Vol. 20. P. 3—16. — *Tomlinson P. B.* Vegetative morphology — some enigmas in relation to plant systematics // Current concepts in plant taxonomy. London, 1984. P. 49—66. — *Vogel E. F.* Seedlings of the dicotyledons. Wageningen, 1980. 465 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 IV 1990.

УДК 582.32 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Ц. Цэгмэд

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ПО ПОЯСАМ И ТИПАМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ГОРНЫХ СИСТЕМАХ ХАРХИРА И ТУРГЭН (МНР)

Ts. TSEGMED. DISTRIBUTION OF MOSSES IN VARIOUS VEGETATION BELTS AND TYPES (OF VEGETATION) IN MOUNTAIN SYSTEMS OF KHARKHIR AND TURGEN (MONGOLIA)

Анализируются результаты обработки биологических материалов, собранных в горных системах Хархира и Тургэн (МНР) в 1973 и 1977 гг. в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

Подробно рассмотрено распределение 159 выявленных видов листостебельных мхов из 78 родов и 32 семейств по высотным поясам и типам растительности, отмечены некоторые специфические черты в их распределении.

Горные массивы Хархира и Тургэн являются наиболее крупными отрогами Монгольского Алтая, отделенными от его основного хребта большой опустыненной котловиной с озерами Ачит-Нур и Урэг-Нур. С северо-восточной и восточной сторон хребты соседствуют с котловиной озера Убс-Нур.

В геоморфологическом отношении Хархира и Тургэн относятся к горным и высокогорным эрозионным массивам с глубоко расчлененным типом рельефа (Шмидт, 1974). Долины рек узкие и глубокие, нередко имеющие характер ущелий, заполнены большим количеством моренного материала, свойственного территориям, подвергавшимся в прошлом оледенению. Абсолютные высоты хр. Тургэн достигают 3917 м, а Хархира — 4116 м, группы их пиков выделяются заснеженными гольцами, занимающими высоты 3500—4000 м (Мурзаев, 1952).

Климат в районе суровый, резко континентальный, с холодной зимой, сухой весной и коротким вегетационным периодом.

Территория горных систем Хархира и Тургэн, согласно ботанико-географическому районированию А. А. Юнатова (1950), относится к Хархира-Сайлюгемскому горно-степному округу Монголо-Алтайской горно-степной провинции Евразиатской степной области. Особенности растительного покрова округа описываются им следующим образом. Преобладающим типом растительности являются горные сухие степи, различные по составу в зависимости от абсолютной высоты местности, экспозиции склона и характера почвы. Отличительная черта растительности — непосредственный переход горных степей в альпийские кобрезиевники и осоково-кобрезиевые луга. Восточные склоны горных систем, обращенные к озеру Убс-Нур, характеризуются большей влажностью. На этом склоне горные степи сменяются лесами. Леса здесь в основном лиственничные (*Larix sibirica*), обычно с кустарниками и хорошо развитым травяным покровом, включающим некоторые высокогорные виды (*Lonicera altaica, Salix altaica* и др.). Выше лесного пояса развиты криофитные луга, осоковые и кобрезиевые тундры; большие площади занимают каменистые россыпи.

В 1973 и 1977 гг. нами в составе ботанико-географического отряда Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции были проведены бриологические исследования в горных системах Хархира и Тургэн. Следует отметить, что бриофлора данного региона, как и других регионов МНР, до сих пор не изучалась. В результате наших исследований здесь было выявлено 159 видов и 4 разновидности листостебельных мхов из 78 родов и 32 семейств (Цэгмэд, 1987). Наряду с флористическими исследованиями мы занимались специально изучением закономерностей распространения мхов по высотным поясам и типам растительности. Результаты этих исследований и излагаются кратко в настоящей статье.

Как было упомянуто выше, растительный покров в горных системах Хархира и Тургэн подразделяется на 3 высотных пояса: степной, лесной и высокогорный, причем лесной пояс выражен фрагментарно и только на северных склонах.

В горно-степном (степном) поясе хребтов Хархира и Тургэн мхи приурочены главным образом к каменистым выходам. В этом поясе отмечен 31 вид мхов, что составляет 19.7 % бриофлоры; из них довольно часто на гумусированных участках скал встречаются *Barbula icmadophila*,[1] *Tortula sinensis*, *T. mucronifolia*, *Encalypta rhabdocarpa*, а на обнаженных поверхностях скал и камней — *Jaffueliobryum latifolium*, *Indusiella thianschanica* и др. Если распределить мхи степного пояса по географическим элементам (используя схему А. С. Лазаренко (1956), основанную на зонально-географическом принципе), то арктогорные виды составят 27.5 %, горные — 24.1, бореальные — 17.2, неморальные — 3.4, аридные — 20.6 и космополиты — 6.9 %.

Лесной пояс в горных системах Хархира и Тургэн расположен в диапазоне 1800—2000 (2700) м над ур. м. В этом поясе господствуют разнотравные лиственничники (*Larix sibirica*), встречаются также мохово-брусничные (*Larix sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*) и моховые редкостойные лиственничные леса. В напочвенном покрове в этих лесах произрастают, а в некоторых случаях играют доминирующую роль *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum brevifolium*, *Polytrichum juniperinum*. На гнилой древесине наиболее часто встречаются *Pohlia nutans*, *P. saprophila*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Dicranum fragilifolium*, *Drepanocladus uncinatus*, а на стволах деревьев преобладают *Pyliasiella polyantha*, *Bryoerhytrophyllum recurvirostre*. На скалах и на поверхностях камней в лесу встречаются также *Hedwigia ciliata*, *Grimmia affinis*, *Schistidium apocarpum*, *Pohlia cruda*, *Mnium thomsonii*, *Orthotrichum rupestre* и др. По берегам рек и ручьев, протекающих в лесном поясе, постоянно произрастают такие виды, как *Cratoneurum filicinum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Mnium ellipticum*, *Timmia bavarica*, *Oncophorus virens* и др. Всего в лесном поясе нами выявлено 83 вида листостебельных мхов, что составляет 52.9 % всей бриофлоры горных систем Хархира и Тургэн. Из видов мхов, отмеченных в лесном поясе, 30 (36.2 %) относятся к бореальным элементам. Из бореальных видов наибольшую фитоценотическую роль играют *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum brevifolium*. Следующими по числу видов являются арктогорные — 24 вида (28.9 % бриофлоры). Они приурочены в основном к скалисто-каменистым субстратам и берегам ручьев в лесах. Некоторые арктогорные виды (*Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*) доминируют в напочвенном покрове в разнотравных лиственничниках. Неморальный элемент в лесном поясе представлен 12 видами (14.4 %), причем эти мхи приурочены главным образом к скалам и стволам деревьев (*Pyliasiella polyantha*, *Amblystegium serpens*, *Campylium sommerfeltii*, *Leucodon sciuroides*, *Mnium marginatum* и др.). В лесном поясе отмечены также типично горные растения, их — 10 видов (12.0 %). Аридные мхи очень немногочисленны — 4 вида (4.9 %), а космополиты представлены 3 видами (3.6 %).

Из всех мхов, встречающихся в лесном поясе, 25 видов отмечены только в этом поясе. К ним относятся в основном такие неморальные виды, как *Pohlia crudoides*, *P. saprophila*, *Zugodon viridissimus*, *Plagiothecium laetum*, *Amblystegium serpens* и др., а также бореальные, арктогорные виды, которые могут обнаружиться со временем и в других поясах гор.

Высокогорный пояс хорошо представлен в горных системах Хархира и Тургэн в высотных пределах 2200—3200 м над ур. м. Мхи здесь во всех местообитаниях произрастают пышно и обильно, особенно в ерниковых и различных горных тундрах и на ключевых болотах. Во многих случаях мхи наряду с лишайниками являются единственными компонентами растительного покрова высокогорий. В этом поясе нами выявлено 127 видов мхов, которые составляют 80.9 % от всей бриофлоры.

---

[1] Названия видов мхов приводятся по «Конспекту флоры мхов Монгольской Народной Республики» (Абрамова, Абрамов, 1983).

В высокогорных ерниках (*Betula rotundifolia* Spach.), встречающихся на высотах 2200—2300 м, нами отмечено 42 вида мхов. Мхи растут здесь в основном на почве, на камнях и скалах среди зарослей березки круглолистной. Более часто и обильно в ерниках встречаются *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum elongatum* и др. В кобрезиевниках (*Kobresia myosuroides*, *K. bellardii*) и осочниках (*Carex stenocarpa*, *C. melanantha*), занимающих значительные площади в высокогорьях, нами отмечен 71 вид мхов. Здесь с наибольшим обилием встречаются *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum* и часто присутствуют *Distichium capillaceum*, *Tortella fragilis*, *Pohlia cruda* и др. В увлажненных вариантах осоковых (*Carex bigelowii*) тундр произрастают *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus sendtneri*, *D. exannulatus*, *Timmia norvegica* и некоторые другие. Обычно выше 2300 м ерниковые осоковые и кобрезиевые сообщества сменяются различными моховыми, мохово-лишайниковыми горными тундрами, где моховой покров особенно хорошо развит. Здесь в большом обилии произрастают *Aulacomnium turgidum*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Pogonatum urnigerum*, *Dicranum congestum*, *Ditrichum flexicaule*, *Bartramia ithyphylla* и др. В этих тундрах можно встретить такие высокогорные виды, как *Voitia nivalis*, *Dicranowaisia intermedia*, *Grimmia funalis*, *Andreaea rothii* и т. п. В мохово-лишайниковых и моховых тундрах нами отмечено 78 видов мхов. На ключевых болотах и вдоль горных ручьев и речек наиболее часто и обильно произрастают *Bryum tortifolium*, *B. pseudotriquetrum*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Scorpidium turgescens*, *Calliergon sarmentosum*, *Hygrohypnum polare*, *Phylonotis fontana* и др. Большие площади в высокогорьях занимают каменистые россыпи, скалы и скалистые обнажения. На этих местообитаниях нами отмечен 81 вид листостебельных мхов, из них наиболее часто встречаются *Grimmia elatior*, *G. funalis*, *Racomitrium canescens*, *Bartramia ithyphylla*, *Saelania glaucescens*, *Hypnum revolutum*, *H. cupressiforme* и др.

В высокогорном поясе на первом месте по количеству видов стоят, как правило, арктогорные виды. К ним относятся 52 вида (*Thuidium abietinum*, *Rhytidium rugosum*, *Hedwigia ciliata*, *Ditrichum flexicaule*, *Tetralpodon urceolatus*, *Bartramia ithyphylla*, *Hypnum revolutum* и др.), которые составляют 40.9 % всего состава бриофлоры высокогорий. Следующей большой группой мхов, встречающихся в высокогорьях, являются бореальные виды — их 34 (26.7 %). Это: *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Dicranum muehlenbeckii*, *Pohlia cruda*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Aulacomnium palustre*, *Cratoneurum filicinum*, *Drepanocladus sendtneri* и др., которые в основном приурочены к берегам рек и ручьев, а также к тундровым болотам. Только некоторые из них произрастают по скалисто-каменистым выходам. После бореальных по числу видов стоят горные (*Pseudoleskeella tectorum*, *Andreaea rothii*, *Trematodon brevicollis*, *Campylopus fragilis*, *Coscinodon cribrosus*, *Grimmia affinis*, *Pohlia longicollis*, *Orthotrichum rupestre*, *Schistidium apocarpum* и др.). Их в этом поясе 20 видов, что составляет 15.7 % бриофлоры высокогорий. Из неморальных видов отмечено 9 (7.1 %), они в основном произрастают на скалах и камнях в нижней части высокогорного пояса (*Leskeella nervosa*, *Thuidium philibertii*, *Amblystegium juratzkanum*, *Orthotrichum speciosum* и др.), некоторые (*Leucodon sciuroides*, *Hypnum cupressiforme*, *Fabronia ciliaris* и др.) встречаются выше на каменистых россыпях. В высокогорном поясе аридные элементы составляют только 5.5 % всех видов, выявленных в высокогорном поясе, а космополиты — 2.4 %. Из общего числа видов бриофлоры высокогорного пояса 53 вида свойственны только этому поясу. Среди них — 13 бореальных видов, 24 — арктогорных, 9 горных, 4 неморальных и 3 аридных, причем отмечаются такие редкие высокогорные виды, как *Dicranoweisia intermedia*, *Grimmia incurva*, *G. funalis*, *Plagiopus oederi*, *Voitia nivalis* и др.

В целом для всех трех поясов (степного, лесного и высокогорного) общими являются только 20 видов; а сумма видов, встречающихся в одном поясе, составляет 82. Все это указывает на большую специфичность растительности каждого из рассматриваемых поясов, особенно лесного и высокогорного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лазаренко А. С. Основні засади классифікації ареалів листяных мохів Радянского Далекого сходу // Укр. ботан. журн. 1956. Т. 13, № 1. С. 30—40. — *Мурзаев Э. М.* Монгольская Народная Республика. Физико-географическое описание. 2-е изд. М.: Географгиз, 1952. 472 с. — *Цэгмэд Ц.* Листостебельные мхи горных систем Хархира и Тургэн // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. Улан-Батор, 1987. Вып. 10. С. 38—50. — *Шмидт Г. А.* Основные типы рельефа Монголии // Геоморфология зарубежных стран. М.: Наука, 1974. С. 92—108. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова МНР // Тр. Монг. комис. АН СССР. 1950. Вып. 39. 224 с.

Институт ботаники АН МНР,
Улан-Батор.

Получено 13 VI 1990.

УДК 574.34 : 582.571.2 : 581.524.343

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Т. Ю. Минаева, Н. Г. Уланова

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *JUNCUS EFFUSUS* (*JUNCACEAE*) В ХОДЕ ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СМЕН

T. J. MINAEVA, N. G. ULANOVA. DUNAMICS OF STRUCTURE OF *JUNCUS EFFUSUS* (*JUNCACEAE*) COENOPOPULATIONS IN THE COURSE OF REAFFORESTATION CHANGES

Исследована возрастная структура ценопопуляций *Juncus effusus* в трех сообществах вырубок (1, 4, 12 лет) и в коренном ельнике липняково-ясменниковом. На вырубках вид проявляет себя в целом как сукцессионный эксплерент, однако в ходе лесовосстановительной смены происходит постепенное усиление черт патиентности. В коренном лесу ценопопуляция представлена локусами в западинах вывалов деревьев, и вид ведет себя как типичный патиент.

Вырубки занимают значительные территории в лесной зоне. Растительность вырубок — удачный объект для изучения сукцессий: процессы зарастания идут довольно быстро, что дает возможность в течение 10—15 лет наблюдать восстановление лесной растительности. Сукцессию растительности часто рассматривают как популяционный процесс, обусловленный сменой ценопопуляций видов различных эколого-фитоценотических типов и видов с разными жизненными циклами (Работнов, 1982). J. H. Connell и R. O. Slatyer (1977) относят такое понимание сукцессии к модели нейтральности. Согласно этому подходу, изучив динамику ценопопуляций, можно выявить механизмы сукцессий фитоценозов.

Одним из основных доминантов вырубок южно-таежных ельников является ситник развесистый *Juncus effusus* L. Он обычен для увлажненных лугов, сырых лощин и березняков (Новиков, 1978), ведет себя в коренных сообществах как гигрофит, обычно приурочен к обнаженным почвам тяжелого механического состава. Задача исследования — изучить динамику ценопопуляций *J. effusus* в ходе лесовосстановительной сукцессии.

Объекты и методы исследования

Исследования проводились на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника и его охранной зоны. Территория заповедника занимает часть плоского водораздела рек Западной Двины и Волги в отрогах южного Валдая. Растительность представлена ельниками южно-таежной структуры и верховыми болотами. Охранная зона заповедника (площадь 41 тыс. га) представляет собой чередующиеся участки коренных и производных лесов, концентрированных и выборочных вырубок с различными способами ухода без применения дефолиантов.

Исходным типом леса в наших исследованиях был ельник липняково-ясменниковый Rhodobryo—Piceetum asperuletosum (Карпов, Шапошников, 1983; Шапошников и др., 1988). Сюда относятся наиболее богатые сообщества из ряда неморальных ельников, которые приурочены к хорошо дренированным пологим склонам при близком залегании карбонатной морены. Древостои развиваются по I—II классам бонитета и формируют высокие запасы древесины (380—450 м^3/га). Леса характеризуются наличием слабо выраженного (сомкнутость 0.2, высота 12—15 м) второго подъяруса древостоя из широколиственных пород и густого подлеска. Травяно-кустарничковый ярус представлен в основном неморальными видами, моховой ярус выражен плохо. Высокая степень мозаичности сообщества обусловлена ветровальным процессом. Ценопопуляция *Juncus effusus* в лесу представлена небольшими пятнами, приуроченными к ветровальным западинам. Численность особей и представленность различных возрастных групп ситника развесистого в таких пятнах варьируют и определяются давностью вывала. Это позволяет рассматривать приуроченные к вывалам группировки вида как локусы ценопопуляции (Заугольнова, 1976, 1982) *Juncus effusus* в коренном лесу. Эти леса после рубки восстанавливаются через ситниковый тип вырубки (Обыденников, Рожин, 1983), что обусловлено повышенной влажностью и тяжелым механическим составом почвы. Именно в этих условиях *Juncus effusus* становится сильным конкурентом (Agnew, 1961).

Структура растительного покрова вырубок во многом определяется микрорельефом: валами из порубочных остатков, повышениями около пней, трелевочными нарушениями, локальными и магистральными волоками. В первый же год восстановительной сукцессии участки с нарушенным почвенным покровом заселяются *J. effusus* с небольшой примесью *J. filiformis* и *J. bufonius*. На повышениях около пней сохраняются лесные виды.

На 4-й год пространство завоевывают дерновинные злаки и *Chamaerion angustifolium* (L.) Hol., формируются участки луговой растительности, по западинам — элементы гигрофильной растительности, на валеже — заросли *Rubus idaeus* L. Однако на волоках преимущество остается за *Juncus effusus*, который формирует здесь чистые заросли. Эта стадия зарастания вырубки характеризуется наибольшим видовым богатством: здесь отмечено 137 видов сосудистых растений, тогда как в исходном типе леса — 62. Присутствует подрост *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Sorbus aucuparia* L.

На вырубке 12—15 лет подрост деревьев формирует густые заросли (стадия жердняка). Под их пологом частично восстанавливаются популяции лесных видов. Исчезают луговые, гигрофильные растения, *Juncus effusus* встречается отдельными крупными дерновинами.

Нами изучена морфология и большой жизненный цикл ситника развесистого. Это — короткокорневищный травянистый поликарпик, образующий мощные дерновины, которые состоят из симподиально ветвящихся коротких корневищ, несущих моноциклические надземные побеги, совокупность которых образует системы годичных побегов. Гомологичные системы годичных побегов образуют парциальные кусты, которые связаны по крайней мере механически за счет мощного корневища. Партикуляция их не наблюдается. Активно функционирующие почки в пазухах чешуевидных листьев в основании побегов формируют новые зоны кущения, которых может быть более 5 в парциальном кусте. Детальная характеристика особей вида в различных онтогенетических состояниях получена при анализе таких показателей, как соотношение генеративных и вегетативных побегов, число парциальных кустов и активных зон кущения в дерновине, средняя длина побега. Изучена также аллокация фитомассы в зависимости от онтогенетического состояния дерновин. Для каждого показателя проведена стандартная статистическая обработка данных. Результаты представляют специальный интерес и в статье приведены в обобщенном виде на графиках. Всего изучено 112 модельных растений из изученных сообществ. Для получения возрастных спектров ценопопуляций мы проводили учет дерновин ситника развесистого на 15 площадках размером 1×1 м в каждом из четырех сообществ. В лесу обследовано по 3—4 вывала каждого возраста также путем закладки площадок 1×1 м. Число площадок определялось размером вывала. Запас жизнеспособных семян определялся путем проращивания семян из почвенных образцов (объемом 10×10×10 см послойно через 2 см) в течение 18 мес (Минаева, 1987).

Результаты исследования и обсуждение

1. Возрастная структура ценопопуляций. Характеристики онтогенетических состояний вида мы получили в ходе изучения онтогенеза модельных растений, опираясь на исследования В. С. Новикова (1978), P. W. Richards и A. R. Clapham (1941). Для ситника развесистого выделено 9 онтогенетических состояний. В прегенеративной фазе мы различаем стадии проростка (*p*), ювенильную (*j*), имматурную (*im*), виргинильную (*v*). Стадии различаются по степени выраженности ювенильных черт в морфологии особи. Для виргинильных растений характерно начало симподиального роста корневищ и образование собственно дерновины. Генеративная фаза подразделяется на три периода, соответствующих онтогенетическим состояниям: молодые (g_1), средневозрастные (g_2) и старые (g_3) генеративные. Эти периоды выделены по соотношению числа генеративных и вегетативных побегов в парциальном кусте, а также по соотношению процессов роста (число активных зон кущения) и отмирания (число мертвых зон кущения) в дерновине в целом. Для стадии g_1 характерно наибольшее число активных зон кущения в пересчете на парциальный куст. Стадия g_2 отличается уменьшением числа активных зон кущения и увеличением доли генеративных побегов в парциальном кусте, при этом средняя длина побега здесь максимальная в жизненном цикле. Стадии g_3 соответствует дальнейшее уменьшение числа активных зон кущения и средней длины побега при том же соотношении числа вегетативных и генеративных побегов. В постгенеративной фазе растения находятся в субсенильном (*ss*) и сенильном (*s*) онтогенетических состояниях. К субсенильным относят растения, в дерновине которых функционируют живые парциальные кусты с небольшим количеством почек возобновления, отмечаются и генеративные побеги, но с неполным циклом развития.

Возрастная структура ценопопуляций характеризуется количественным соотношением особей различного онтогенетического состояния. Традиционно возрастная структура ценопопуляций приводится в виде спектра (Динамика ценопопуляций. . ., 1985) (рис. 1). Представленные спектры свидетельствуют о полночленности ценопопуляций во всех изучавшихся сообществах. Для вырубок мы получили одновершинные кривые. При этом лишь на вырубке 1-го года значительно представлен прегенеративный период онтогенеза, при преобладании виргинильных особей. Такая возрастная структура характерна для

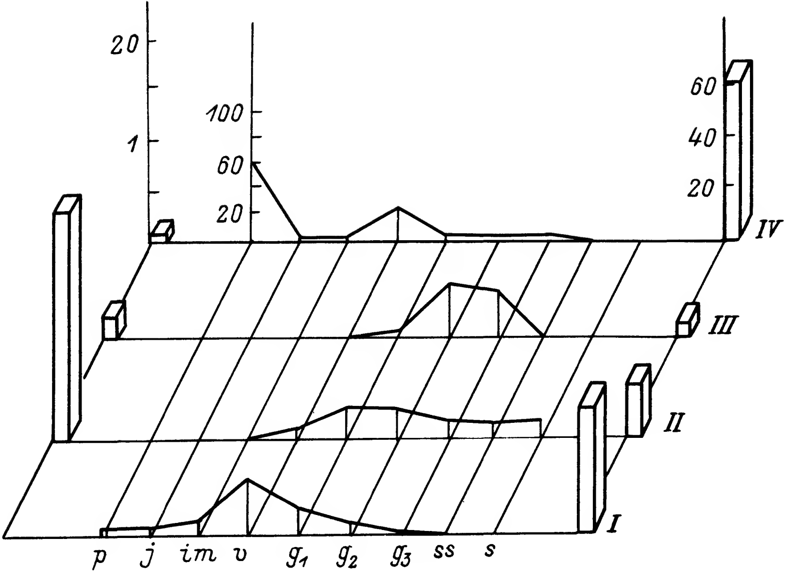


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Juncus effusus*.

I — вырубка 1-го года, *II* — вырубка 4 лет, *III* — вырубка 12 лет, *IV* — ельник липняково-ясменниковый. По оси абсцисс — онтогенетические состояния особей; по осям ординат — слева направо: число семян в почве на 1 м^2 (в логарифмическом масштабе); относительная численность особей на 1 м^2, %; общая численность особей на 1 м^2.

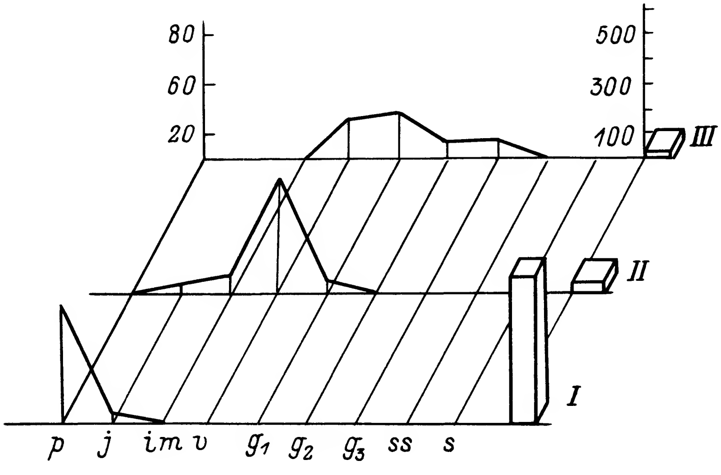


Рис. 2. Возрастные спектры локусов ценопопуляции *Juncus effusus* в коренном лесу в западинах вывалов.

I — свежие вывалы, *II* — 1--2-летние вывалы, *III* — 3—4-летние вывалы. По оси абсцисс — онтогенетические состояния особей; по осям ординат — слева: относительная численность особей на 1 м^2, %; справа: общая численность особей на 1 м^2.

инвазионных популяций (Работнов, 1983). На 4-летней вырубке равномерно представлены особи в генеративной фазе развития, при значительном участии молодых генеративных растений. Присутствие субсенильных и сенильных особей указывает на прохождение процессов элиминации. Возрастная структура характерна для ценопопуляции гомеостатического типа. Для ценопопуляции ситника развесистого в сообществе 12-летней вырубки показано отсутствие особей в прегенеративном состоянии, что характерно для популяций регрессивного типа. Бимодальность кривой возрастного спектра ценопопуляции ситника развесистого в коренном лесу объясняется тем, что здесь, в отличие от вырубок, ценопопуляция представлена локусами различной возрастной структуры (рис. 2). Вывалы деревьев в ельниках липняковых, по нашим исследованиям, занимают 12.2 % площади, при этом 4.7 % приходится на западины, где и растет ситник развесистый (Скворцова и др., 1983). При вывале дерева на локальном нарушении почвы появляется большое количество проростков ситника развесистого из почвенного банка семян. В 1—2-летних западинах значительная часть проростков погибает, но часть из них переходит в виргинильное состояние. В ходе микросукцессии сохраняются немногие взрослые экземпляры в генеративном состоянии. Суммарная же кривая возрастного спектра ценопопуляции имеет инвазионный тип и отражает в данном случае высокую смертность особей в прегенеративный период онтогенеза.

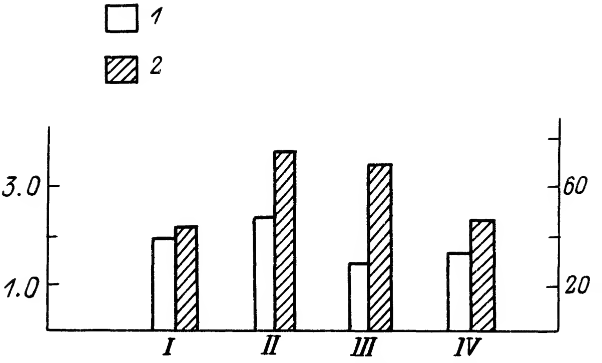


Рис. 3. Показатели жизненности особей средневозрастного генеративного состояния в сообществах сукцессионного ряда.

I—IV — обозначения те же, что и на рис. 1. По осям ординат — слева: число активных зон кущения в пересчете на парциальный куст (обоз. *1*); справа: средняя длина побега, см (обозн. — *2*).

2. Жизненное состояние особей в ценопопуляциях. Популяции, даже при условии генетической однородности, неоднородны не только по возрастному составу, но и по жизненному состоянию особей (Злобин, 1980, и др.), что определяется поливариантностью развития особей в онтогенезе (Воронцова, Заугольнова, 1979). Для оценки жизненности у растений предлагалось много шкал (Рысин, 1959). Однако эти шкалы больше соответствуют оценкам жизненности (виталитета) ценопопуляции в целом. Существуют конкретные признаки, как правило, видоспецифичные, по которым может быть дана интегральная оценка жизненности отдельной особи. Наиболее информативны в этом случае аллометрические признаки. Для характеристики жизненности особей ситника развесистого был использован такой легко измеримый признак, как средняя длина побега, а также отношение активных зон кущения к числу парциальных кустов в дерновине. Последний признак отражает соотношение процессов нарастания и отмирания в дерновине. Анализ результатов статистической обработки данных, полученных при изучении морфометрических признаков особей, показал, что группы растений одного онтогенетического состояния в пределах изученных ценопопуляций вполне однородны по рассматриваемым признакам, т. е. дифференциации особей по жизненности внутри ценопопуляций не наблюдалось. При синхронности начала развития растений на вырубке здесь все же не так сильно выражены процессы, зависимые от плотности популяции, как, например, при аналогичной ситуации в посевах. Можно предположить, что здесь значительную роль играет межвидовая конкуренция, которая оказывает меньшее влияние на дифференциацию особей по жизненности, чем внутривидовая. Возможно, варьирование возрастной структуры оказывается вполне достаточным для поддержания оптимального состояния ценопопуляции ситника развесистого в условиях вырубки. Сравнение особей одного возрастного состояния из разных сообществ показало, напротив, существенные различия в жизненности. На рис. 3 в качестве примера приведены данные по оценке жизненности для средневозрастных генеративных растений. Как видно, максимальная жизненность особей этого онтогенетического состояния достигается на 4-летней вырубке.

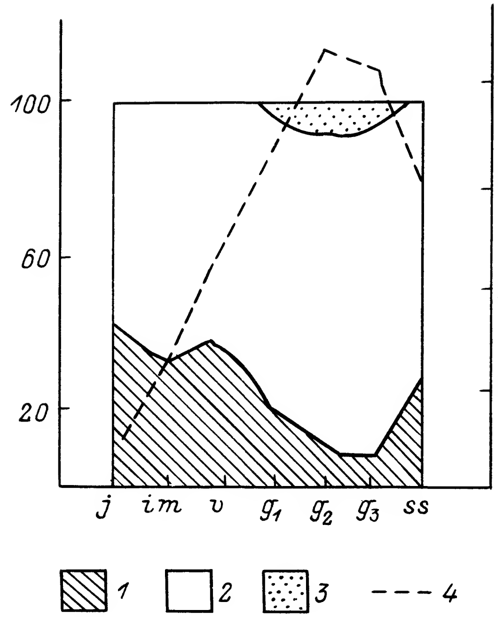


Рис. 4. Аллокация фитомассы в зависимости от онтогенетического состояния особи *Juncus effusus* на 4-летней вырубке.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния особей; по осям ординат — слева: относительная фитомасса частей дерновины, %; справа: средняя общая фитомасса особи, мг (логарифмическая шкала). 1 — живые корни, 2 — ассимилирующие части, 3 — соцветия, 4 — общая фитомасса особи.

3. Стратегия вида и жизненность ценопопуляций в сообществах демутационного ряда. Сравним поведение ценопопуляций ситника развесистого при прохождении демутационного цикла на вырубках и на вывалах в коренном лесу. Как уже указывалось, в обоих случаях кривая имеет вид: в первый год восстановительной сукцессии — характерный для инвазионной ценопопуляции, в середине прохождения цикла — для популяции гомеостатического типа, в конце цикла — регрессивного типа. По ходу сукцессии в ценопопуляции или ее локусе резко падает численность особей за счет высокой смертности в прегенеративный период. Семенное возобновление практически отсутствует, т. е. развиваются лишь те особи, которые произрастают здесь с момента заселения. Итогом диссеминации становится лишь пополнение семенного банка. Причем если учесть, что, по данным A. Lazenby (1955), семена ситника развесистого распространяются от материнской особи не более чем на 0.5 м, возникающий банк семян строго локализован.

Однако существуют различия в поведении вида при зарастании ветровальных впадин и вырубок. Эти различия выявляются при анализе возрастных спектров и данных по аллокации фитомассы в зависимости от онтогенетического состояния особей (Марков, Плещинская, 1985; Bernard, Fiala, 1986). Закономерности перераспределения вклада различных органов в фитомассу особи повторяются в изученных ценопопуляциях. На рис. 4 в качестве примера приведены данные, полученные для особей из ценопопуляции на 4-летней вырубке.

На вырубке в возрасте 1 года в инвазионной ценопопуляции преобладают виргинильные растения при значительном участии молодых и средневозрастных генеративных. Это свидетельствует об умеренных темпах накопления фитомассы при больших репродуктивных затратах (усилиях). Однако высокая численность особей позволяет накопить большую фитомассу и значительно пополнить банк семян в почве. Наличие уже в конце первого года в составе ценопопуляции особей в онтогенетических состояниях g_1 и g_2 свидетельствует о быстром прохождении жизненного цикла отдельными особями. Большинство особей имеют среднюю жизненность. Перечисленные признаки принято считать чертами *r*-стратегии ценопопуляции (Пианка, 1981).

На 4-летней вырубке падает численность, но значительно возрастают показатели жизненности отдельных особей. Преобладание молодых и средневозрастных генеративных растений приводит к увеличению прироста надземной фитомассы и фитомассы репродуктивной сферы. Высокая жизненность особей и полночленность возрастного спектра свидетельствуют, по мнению Л. Б. Заугольновой (1985), о фитоценотическом оптимуме вида. Действительно, открытые сообщества вырубок этой стадии со значительным участием луговых видов наиболее схожи с влажными лугами на начальной стадии пастбищной дигрессии, которые указываются в качестве оптимума для дерновинной жизненной формы ситника развесистого (Agnew, 1961; Brookes, 1981).

При возрасте вырубки 12 лет в составе ценопопуляции преобладают средневозрастные и старые генеративные растения. При высоких репродуктивных затратах (усилиях) темпы нарастания фитомассы снижаются. Плотность ценопопуляции низкая. При больших размерах отдельных особей снижаются показатели жизненности. Ценопопуляция ситника развесистого стареет, наблюдается появление черт патиентности.

Отсюда видно, что в ходе лесовосстановительных смен вид ведет себя как типичный сукцессионный эксплерент, однако по ходу сукцессии в ценопопуляции все более проявляются признаки, соответствующие *К*-стратегии.

В коренном лесу в процессе микросукцессий в ветровальных западинах ценопопуляции ситника развесистого развиваются при низком уровне жизненности отдельных особей. Плотность ценопопуляции быстро снижается (рис. 2). Преобладание на 3—4-й год развития ценопопуляции виргинильных и молодых генеративных растений свидетельствует о замедленных темпах прохождения жизненного цикла. Вклад в репродуктивную сферу невелик, темпы накопления фитомассы также низкие. Стадия микросукцессии с ситником развесистым может сохраняться в западине до 20 лет. При этом он постепенно вытесняется лесными видами, характерными для окружающей растительности. Таким образом, популяции этого вида в коренном лесу присущи черты патиентности, хотя в целом в условиях коренного леса для ситника развесистого характерна стратегия преходящих видов (Hutchinson, 1961, цит. по: Пианка, 1981) или демутационных эксплерентов (Работнов, 1983). Такие виды имеют постоянные семенные банки (Grime, 1981) и представлены немногочисленными популяционными локусами, которые приурочены к «местам выживания» (Harper, 1977). В данном случае это ветровальные западины, которые, по классификации J. M. Johnstone (1986), могут быть отнесены к «временным местам выживания». Наличие отлаженного механизма циклических смен локусов ценопопуляции ситника развесистого на нарушенных местообитаниях в коренном лесу позволило этому виду занять доминирующее положение в сообществах демутационного ряда. Вырубка в данном случае играет роль так называемой регенерационной ниши (Grubb, 1977).

Таким образом, полученные результаты подтверждают известный вывод о том, что стратегия вида не есть его постоянная характеристика, а может меняться в зависимости от конкретных условий местообитания и во времени (Пианка, 1981). Исследования показали, что положение ценопопуляции ситника развесистого на градиенте *r*—*K*-стратегии меняется в процессе смены сообществ при демутации после вырубки. Это важно для понимания механизма сукцессии. Известно, что в процессе вторичной сукцессии изменяется соотношение видов в сообществе: от преобладания *r*-видов, которые первыми заселяют свободную территорию, к преобладанию *К*-видов, характерных для конечных стадий сукцессии, близких к климаксовым. Однако для некоторых видов аналогичные закономерности проявляются и на популяционном уровне: в процессе сукцессии в ценопопуляции выраженность признаков *r*-стратегии постепенно убывает, а выраженность признаков *К*-стратегии возрастает. Согласно полученным результатам, именно к таким видам относится основной доминант вырубок — ситник развесистый. Такая особенность сукцессионных эксплерентов чрезвычайно важна в условиях быстро меняющейся среды обитания в ходе лесовосстановительных смен, она обеспечивает непрерывность существования популяции во времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. О подходах к изучению ценопопуляций растений // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1296—1311. — *Динамика* ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 207 с. — *Заугольнова Л. Б.* Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams) // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 187—196. — *Заугольнова Л. Б.* Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 68—81. — *Заугольнова Л. Б.* Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 444—452. — *Злобин Ю. А.* О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 311—322. — *Карпов В. Г., Шапошников Е. С.* Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 7—34. — *Марков М. В., Плещинская Е. Н.* Влияние фитоценотической среды на проявление признаков жизненной формы и репродуктивной стратегии у растений // Взаимодействия между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1985. С. 99—108. — *Минаева Т. Ю.* Содержание жизнеспособных семян ситника развесистого в почве вырубки и коренного ельника липняково-ясменникового // Проблемы современной биологии. Тр. 18-й науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ (Москва, 20—24 апреля, 1987 г.). М., 1987. Ч. 3. С. 145—149. Деп. в ВИНИТИ 14.09.87, № 6654-В 87. — *Новиков В. С.* Род ситник // Биологическая флора Московской области. 1978. Вып. 4. С. 3—51. — *Обыденников В. И., Рожин Л. Н.* Типы вырубок в еловых лесах Калининской и Новгородской областей // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1983. № 148. С. 14—18. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения фитоценозов, как систем ценотических популяций // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 2. С. 168—174. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Рысин Л. П.* Об изучении жизненности у травянистых растений и кустарничков // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 10. С. 1476—1478. — *Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть. 1983. 192 с. — *Шапошников Е. С., Коротков К. О., Минаева Т. Ю.* К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника // Биол. науки. М., 1988. 71 с. Деп. в ВИНИТИ 26.05.88, № 4083-В 88. — *Agnew A. D. Q.* The ecology of *Juncus effusus* L. in North Wales // J. Ecology. 1961. Vol. 49, N 1. P. 83—102. — *Bernard J. M., Fiala K.* The life history strategy reflected in standing crop and biomass allocation patterns of *Carex comosa* Boot: A clumpforming wetland sedge // Ecologia. 1986. Vol. 5, N 3. P. 247—259. — *Brookes B. S.* Changes in a *Juncus effusus* community on Handa (1965—1974) // Trans. Bot. Soc. Edinb. 1981. Vol. 43. P. 291—295. — *Connel J. H., Slatyer R. O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. Vol. III, N 982. P. 1119—1144. — *Grime J. P.* The role of seed dormancy in vegetatioo dynamics // Ann. Appl. Biol. 1981. Vol. 98, N 3. P. 555—558. — *Grubb P. J.* The maintenance of species richness in plant communities, the importance of regeneration niche // Biol. Rev. 1977. Vol. 52, N 1. P. 107—145. — *Harper J. L.* Population biology of plants. London: Acad. Press, 1977. 892 p. — *Johnstone J. M.* Plant invasion windows: a time based classification of invasion potential // Biol. Rev. 1986. Vol. 61, N 4. P. 369—394. — *Lazenby A.* Germination and establishment of *Juncus effusus* L. // J. Ecology. 1955. Vol. 43, N 1. P. 103—119. — *Richards P. W., Clapham A. R.* *Juncus* L. Biological flora of British Isles // J. Ecology. 1941. Vol. 29, N 1. P. 362—391.

Центрально-лесной биосферный
государственный заповедник,
Калининская обл., Нелидовский р-н,
Московский государственный университет.

Получено 2 II 1990.

УДК 581.1 : 582.475

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

К. Ф. Старостина

ФОТОСИНТЕЗ СЕЯНЦЕВ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В ЕЛЬНИКЕ СФАГНОВО-ЧЕРНИЧНОМ

K. F. STAROSTINA. PHOTOSYNTHESIS OF THE *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) SEEDLINGS IN PICEETUM SPHAGNOSO-MYRTILLOSUM ASSOCIATION

Рассматривается влияние условий фитосреды на фотосинтез молодых поколений ели в эксперименте, поставленном непосредственно в ельнике сфагново-черничном (подзона южной тайги). Установлено, что в этом типе леса пятилетние сеянцы ели увеличивают фотосинтез при улучшении условий освещенности или при устранении конкуренции со стороны материнского яруса в сфере корневых систем.

Вопросы, связанные с воспроизводством ели — основного эдификатора таежной зоны — до сих пор весьма актуальны и неоднократно обсуждались в ботанической и лесоводственной литературе. Массовая элиминация молодых поколений ели осуществляется главным образом в первые годы их жизни под материнским пологом (Морозов, 1905; Сукачев, 1934; Ткаченко, 1939; Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжень-бан, 1961; Карпов, 1969; Старостина, 1973, 1988; Ахминова, 1983). В этот период молодые поколения ели находятся в сложной системе взаимосвязи с материнским ярусом; однако еще не до конца ясно, через систему каких факторов взрослая часть популяции (древостой) подавляет рост молодых поколений ели.

Нами предпринята попытка на основе эксперимента, поставленного в естественных условиях среды ельника сфагново-черничного, оценить жизненное состояние молодых особей ели с помощью такого важного показателя как фотосинтез.

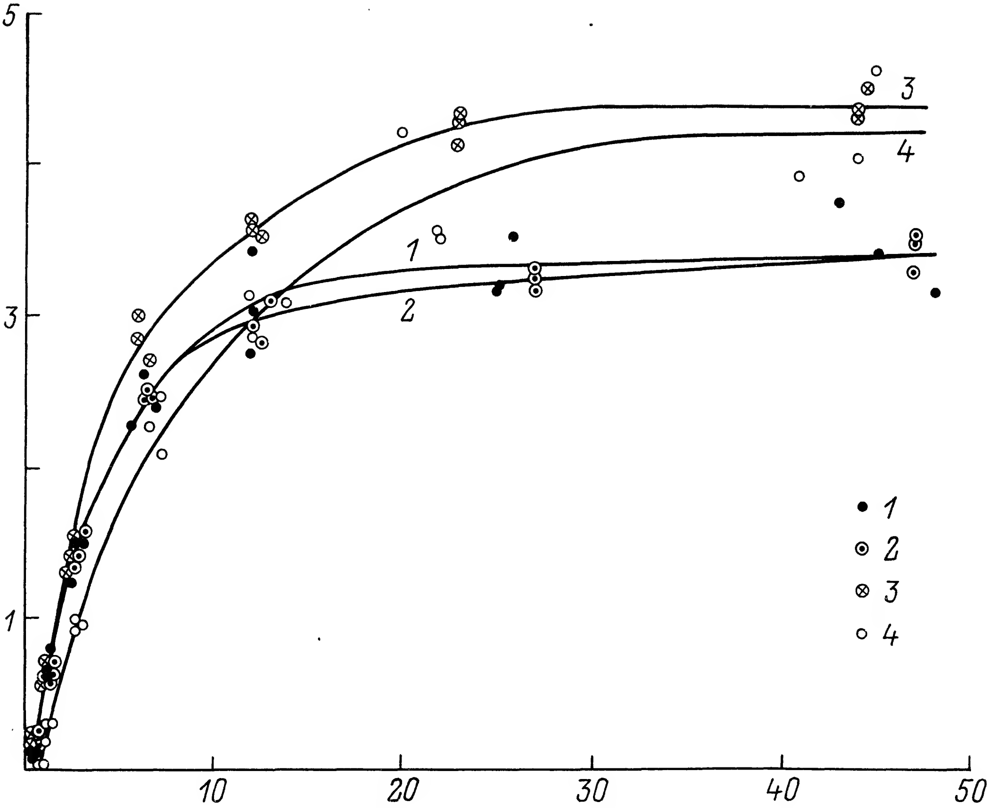
Методика и материал

Работа представляет часть комплексных исследований сообществ еловых лесов, которые осуществляются на территории Центрально-лесного государственного заповедника, расположенного в подзоне южной тайги (Калининская обл.). Исследования проводили в ельнике сфагново-черничном (Piceetum sphagnoso-myrtillosum), подробное описание которого дано в предшествующей публикации (Алексеев и др., 1973). Схема опыта была составлена сотрудниками лаборатории для взрослого древостоя и рассчитана в основном на оценку эффектов конкуренции за энергетические, водные и пищевые ресурсы экотопа (Абражко и др., 1983). В настоящей работе использованы следующие варианты опыта: 1) контроль (без нарушения естественной структуры покрова); 2) внесение в почву азота в виде аммиачной селитры (200 кг действующего начала на 1 га) и однократное известкование почвы (весна 1972 г.) с целью сдвинуть pH в диапазон оптимальных значений; 3) внесение азота и исключение конкуренции корней соседних деревьев; 4) внесение азота с частичным осветлением путем удаления крупных ветвей соседних деревьев, в результате чего освещенность повышалась до 35 %. Естественная освещенность под пологом леса составляет здесь 18 % от освещенности открытого места (Старостина, 1973; Алексеев, 1975). Азот вносили до 1980 года. Измерения фотосинтеза проводили в 1985 году.

Интенсивность видимого фотосинтеза определяли на газоанализаторе ОА 5501 по изменению содержания углекислоты в ассимиляционной камере, включенной по методу открытой системы с разрешающей способностью по CO_2 до 0.0001 % (Катрушенко, 1976). Освещенность измеряли люксметром Ю 16. Температуру хвои определяли микроэлектротермометром АФНИИ. Пробы экспонировали при освещенности, обеспечивающей световое насыщение фотосинтеза хвои. Учитывая лабильность световых кривых, съемки осуществляли в дневные часы при оптимальной температуре для фотосинтеза ели (16—18 °С). Каждую световую кривую снимали на одной пробе путем последовательного увеличения освещенности. Для каждого варианта опыта было взято не менее трех проб и, следовательно, получено не менее трех световых кривых. Приведенные на рисунке световые кривые являются усредненными. Пробу формировали из однолетних побегов ели, взятых с разных (3—5) экземпляров.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализируя световые кривые фотосинтеза, можно проследить определенную тенденцию, свойственную для световой и теневой хвои (см. рисунок). Там, где освещенность была выше (4-й вариант), световая кривая фотосинтеза идет плавно, имеет более высокий уровень плато, световое насыщение у хвои этого варианта опыта наступает при достаточно высоком уровне освещенности (30—35 тыс. лк). Напротив, в остальных вариантах, где сеянцы ели росли в естественных условиях освещенности под пологом леса, их хвоя характеризу-



Световые кривые фотосинтеза сеянцев ели в ельнике сфагново-черничном.

1 — структура покрова не нарушена (контроль); *2* — внесены азот и кальций; *3* — внесен азот и исключена конкуренция корней соседних деревьев; *4* — внесен азот при частичном осветлении. Номера условных обозначений соответствуют номерам кривых. По оси абсцисс — освещенность, тыс. лк; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сырой массы в час.

ется типичными чертами теневой, что подтверждается характером световых кривых фотосинтеза. Уровень плато светового насыщения фотосинтеза в 1-м и 2-м вариантах опыта наступает при более низкой освещенности (10 тыс. лк). Хвоя сеянцев ели из 3-го варианта опыта с изоляцией корневых систем по степени светолюбия занимает как бы промежуточное положение: с одной стороны, наблюдается идентичность восходящей части световой кривой фотосинтеза с теневой хвоей контроля и варианта с известкованием, но с другой стороны, — несколько более высокий уровень светового насыщения фотосинтеза (20—25 тыс. лк), а также высокий уровень плато фотосинтеза (см. таблицу).

Уровень плато фотосинтеза при световом насыщении и средняя высота пятилетних сеянцев ели в разных вариантах опыта

Варианты опыта	Интенсивность фотосинтеза при световом насыщении, мг CO_2/г · ч	Уровень светового насыщения фотосинтеза, тыс. лк	Средняя высота сеянцев, см
1. Контроль	3.4	10	6±0.52
2. Азот+кальций	3.4	10	10±0.97
3. Азот+изоляция корней	4.4	20—25	12±1.10
4. Азот+частичное осветление	4.2	30—35	24±1.75

Наиболее четкие различия были получены по такому показателю, как уровень плато фотосинтеза при световом насыщении. Так, достаточно высокие показатели уровня плато фотосинтеза наблюдались у елочек, когда были изолированы корни соседних деревьев или сделано частичное осветление (3-й и 4-й варианты опыта). Как видно из таблицы, различия в величине фотосинтеза в этих вариантах опыта весьма незначительны (0.2 мг). Вместе с тем сеянцы ели в варианте с частичным осветлением имели значительные различия по высоте. Формирование кроны у них шло более успешно, о чем свидетельствует наличие осей более высокого порядка. Дело в том, что величина интенсивности фотосинтеза в большей степени определяется текущими условиями существования сеянцев ели. Напротив, их внешние признаки (общая высота, степень развития кроны и др.) являются результатом комплексного воздействия не столько настоящих условий, сколько условий в прошедшие годы. С этой точки зрения становятся понятны причины, почему в контроле и в варианте опыта с внесением азота и известкованием (1-й, 2-й варианты) сеянцы ели осуществляли фотосинтез с одинаковой интенсивностью, но по размеру и степени формирования кроны они все же имели различия. При данной норме внесения азотных удобрений (200 кг на гектар), рассчитанной на взрослый древостой, наблюдалось разрушение травяно-кустарничкового и мохового ярусов. К 1985 году, когда осуществлялось измерение фотосинтеза у сеянцев ели, условия фитосреды в первых двух вариантах опыта практически сравнялись, так как вносимый до 1980 года азот был использован растительным покровом и вымыт осадками, а известкование не возобновлялось 13 лет. В этих условиях за последние 6 лет моховой покров практически восстановился, так как доминирующие в этих условиях мхи, как показали результаты наблюдений, обладают высокой энергией роста (Ахминова, 1983).

Из приведенных данных следует, что сеянцы ели в пятилетнем возрасте активно отзываются увеличением фотосинтеза не только на ослабление конкурентного влияния в сфере корневых систем, но и на улучшение условий освещенности.

Улучшение светового довольствия сеянцев ели (4-й вариант опыта) приводит к увеличению фотосинтеза на 19 %, а ослабление конкуренции в подземных частях сообщества (3-й вариант) повышает уровень плато фотосинтеза на 22 % по сравнению с контролем (см. таблицу). В обоих случаях сеянцы ели обнаруживают практически один и тот же уровень ассимиляции, только в первом случае это происходит за счет улучшения освещенности, а во втором — за счет ослабления конкуренции в подземных частях сообщества и тем самым создания более благоприятных условий для использования минеральных элементов почвы.

В связи с этим интересно сравнить показатели фотосинтеза сеянцев ели из данного сообщества с аналогичными показателями из более продуктивного сообщества (ельника кислично-щитовникового). Оказывается, что в последнем случае интенсивность фотосинтеза сеянцев ели на 15 % выше (Катрушенко, 1987), чем в ельнике сфагново-черничном. В ельнике кислично-щитовниковом, где в минимуме находится свет (6 % от освещенности открытого места: Старостина, 1973), процесс накопления органических веществ протекает более энергично; здесь происходит как бы частичная компенсация недостаточной освещенности более богатым почвенным фоном. Подобная ситуация уже обсуждалась в литературе А. П. Шенниковым (1950).

Таким образом, на основе эксперимента, поставленного в естественных условиях среды ельника сфагново-черничного, и использования фотосинтеза в качестве инструментальной оценки, мы пришли к заключению, что в этом типе фитоценоза взрослая часть популяции (древостой) угнетает молодые поколения ели не только через конкуренцию в сфере корневых систем, но и через конкуренцию за лучистую энергию путем затенения.

Этот вывод, разумеется, нельзя считать универсальным для всех еловых сообществ, так как характер отношений между растениями может меняться в зависимости от типов сообществ, их возрастной и синузиальной структуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В. И., Карпов В. Г., Трескин П. П. Анализ конкуренции между деревьями // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 128—179. — *Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с. — *Алексеев В. А., Карпов В. Г., Старостина К. Ф.* Структура и некоторые свойства биогеоценозов на экспериментальных площадях // Структура и продуктивность еловых лесов. Л.: Наука, 1973. С. 40—63. — *Ахминова М. П.* Факторы, влияющие на флористический состав и количественное обилие листостебельных мхов // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 273—291. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Катрушенко И. В.* Использование схемы электрического «подавления нуля» в установке ОА 5501 для изучения CO_2-газообмена растений // Биофизические методы и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск, 1976. С. 18—19. — *Катрушенко И. В.* Фотосинтез хвои *Picea abies* (*Pinaceae*) в связи с возрастом растений // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 938—942. — *Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжень-бан.* О возобновлении ели в некоторых типах лесов южной тайги европейской части СССР // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 2. С. 279—286. — *Морозов Г. Ф.* Сорная растительность в лесу // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб.: 1905. Т. 9. С. 43—50. — *Старостина К. Ф.* Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 246—255. — *Старостина К. Ф.* Фотосинтез всходов *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике кислично-щитовниковом // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1146—1151. — *Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с. — *Ткаченко М. Е.* Общее лесоводство. Л.: Гослестехиздат, 1939. 446 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Советская наука, 1950. 375 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 X 1989.

УДК 582.4/9: I 504.054+504.062.4 I

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

В. П. Бессонова, И. И. Лыженко

ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ НА ПРОРАСТАНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

V. P. BESSONOVA, I. I. LYZHENKO. THE IMPACT OF ENVIRONMENTAL POLLUTION ON GERMINATION AND PHYSIOLOGICAL CONDITION OF POLLEN IN SOME WOODY PLANTS

Исследованы способность к прорастанию пыльцы ряда древесных растений *Armeniaca vulgaris, Ligustrum vulgare, Syringa vulgaris, Populus deltoides*, произрастающих в условиях загрязнения среды, и активность ферментов в пыльце *Ligustrum vulgare* и *Syringa vulgaris*. Установлено снижение интенсивности прорастания пыльцы по сравнению с контрольными вариантами. У растений толерантного вида *Ligustrum vulgare*, выросших в условиях загрязнения среды, наблюдаются менее существенные изменения активности каталазы, дегидрогеназы, инвертазы в пыльце, чем у *Syringa vulgaris*. В изменении активности пероксидазы в пыльце этих видов наблюдается противоположная направленность. Она снижается по сравнению с контролем в пыльце *Syringa vulgaris* и возрастает в пыльце *Ligustrum vulgare*.

Ингредиенты промышленных выбросов оказывают отрицательное влияние на семенную продуктивность растений. Имеющиеся в литературе сведения в основном относятся к травянистым растениям (Козел, Малый, 1957; Добровольский, 1971; Долгова, Грицан, 1989) и лишь незначительное число работ затрагивает исследование данного вопроса у древесных растений (Антипов, 1957, 1958; Столяренкова, Кукушкин, 1988).

Условия выращивания растений оказывают влияние на состояние пыльцевых зерен, их жизнеспособность (Agarwala et al., 1983; Dhingra, Vargnesc, 1985; Cox, 1988).

Нами исследовались способность к прорастанию и физиологическая активность пыльцы древесных растений, произрастающих в условиях загрязнения среды.

Методика исследований

Объектами исследования служили: абрикос обыкновенный *Armeniaca vulgaris* Mill., бирючина обыкновенная *Ligustrum vulgare* L., сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L., тополь канадский *Populus deltoides* March. Опытные растения произрастали на промплощадке предприятия черной металлургии (участок 1) и в санитарной зоне этого предприятия (участок 2). Контрольные растения произрастали в незагрязненной зоне.

В результате работы предприятия в почве промплощадки и санитарной зоны увеличилось содержание железа, марганца, хрома, цинка, меди, свинца и других тяжелых металлов. В почве контрольного участка валовое содержание металлов в пересчете на абсолютно сухую массу составляет: железа 3.50 %, марганца — 650 мг/кг, цинка — 47, меди — 18.3, хрома — 87, свинца — 18.5 мг/кг. В почве промплощадки содержание этих металлов составляет 11.5 %, 1800 мг/кг, 122, 60.5, 261, 61 мг/кг; санитарной зоны — 7.50 %, 1400 мг/кг, 70.1, 160 и 40.3 мг/кг соответственно. Превышение предельно допустимых концентраций в зоне промплощадки колеблется по пыли — в 14.3—4.1, сернистого газа 1.5—0.6, окислов азота 1.4—0.5 раза; в санитарной зоне в 7.0—1.4, 1.1—0.5 и 1.0—0.3 раза соответственно. Пыль, согласно данным санэпидстанции, представляет собой в основном аэрозоли железа, марганца, хрома, цинка и т. д.

Пыльцу для анализа собирали с деревьев в период массового цветения с юго-восточной стороны кроны со среднего яруса и с веток одного и того же порядка ветвления. Ее проращивание осуществляли в термостате при 25 °С на среде, содержащей 1 %-ный агар-агар и 10 %-ную сахарозу. Среду наносили на предметное стекло в чашки Петри, на дне которых находилась влажная фильтровальная бумага. Через сутки наблюдали степень ее прорастания под микроскопом (600 зерен в каждом варианте) и с помощью окуляр-микрометра измеряли длину пыльцевых трубок (200 зерен в каждом варианте).

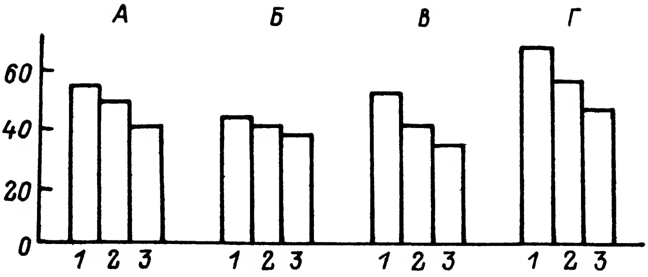
Для активации ферментов пыльцу культивировали в течение 3 ч в 5 %-ном растворе сахарозы. Затем отделяли центрифугированием (1000g в течение 15 мин) и дважды промывали дистиллированной водой. Активность амилазы и инвертазы определяли титрометрическим методом (Дженсен, 1965), при этом объемы всех реактивов были увеличены соответственно в 50 раз; кислой фосфатазы — спектрофотометрически (Lowry, Lopes, 1946), дегидрогеназы — тетразолиевым методом и пероксидазы с пирогаллолом — спектрофотометрически, каталазу — манометрически (Гавриленко и др., 1975). Белок определяли методом О. Н. Lowry с соавторами (1951).

Данные обработаны статистически (Вольф, 1966). Существенность различия между средними контрольного и опытных вариантов оценивали с помощью критерия Стьюдента t. Нулевая гипотеза отвергалась при $t_{\text{факт}} < t_{0.05}$. Повторность опытов по определению ферментов четырехкратная.

Результаты исследований

Исследуемые виды различались по толерантности к загрязнению среды, что было установлено по морфологическим критериям (Бессонова, Кононова, 1987). Наиболее высокой устойчивостью характеризуется *Ligustrum vulgare*, затем следуют *Armeniaca vulgaris* и *Populus deltoides*. Наиболее уязвимым видом является *Syringa vulgaris*.

Пыльца растений загрязненных участков характеризуется более низким уровнем прорастания по сравнению с контролем (см. рисунок). Более высокой жизнеспособностью характеризуется пыльца *Ligustrum vulgare*. Для этого вида различие в количестве проросших пыльцевых зерен в условиях контроля и участка 1 недостоверно при 0.05 %-ном доверительном интервале.



Прорастание пыльцы растений, произрастающих в условиях загрязнения среды.

А — Armeniaca vulgaris, Б — Ligustrum vulgare, В — Syringa vulgaris, Г — Populus deltoides. 1 — контроль, *2* — участок 1, *3* — участок 2. По оси ординат — процент прорастания пыльцы.

Рост пыльцевых трубок опытных вариантов подавлен (табл. 1). Различие между контролем и опытом достоверно для всех видов. Чем выше уровень загрязнения, тем меньше длина пыльцевых трубок.

ТАБЛИЦА 1

Длина пыльцевых трубок пыльцевых зерен растений, произрастающих в зоне загрязнения среды тяжелыми металлами, мкм

Вид	Контроль	Участок 1	Участок 2
Armeniaca vulgaris	320.01±4.46	272.33±10.16	258.12±11.40
Ligustrum vulgare	256.80±3.42	221.09±8.68	209.94±8.60
Syringa vulgaris	310.34±8.50	254.00±9.60	215.60±12.11
Populus deltoides	291.42±3.26	261.20±4.40	234.00±10.14

Интенсивность прорастания и роста пыльцевых трубок зависит от физиологического состояния пыльцы. Ее биокатализаторами являются инвертаза, амилаза, каталаза, пероксидаза, фосфатазы и др. (Петровская-Баранова, Цингер, 1962; Модилевский, 1963). Важным показателем физиологического состояния пыльцы является активность дыхательных ферментов дегидрогеназ, пероксидазы и каталазы. Результаты исследования пероксидазной активности в пыльцевых зернах устойчивого *Ligustrum vulgare* и неустойчивого *Syringa valgaris* в данной экологической обстановке видов показывают, что она у первого возрастает и снижается у второго. Активность каталазы и дегидрогеназы пыльцы опытных растений ниже по сравнению с контролем. При этом у *Syringa vulgaris* в условиях загрязнения среды более низкая по сравнению с контролем дегидрогеназная активность, у *Ligustrum vulgare* — каталазная. Различия активности дегидрогеназы пыльцевых зерен контрольных растений и растений опытного участка 1 статистически недостоверны. Таким образом, в условиях загрязнения среды изменяется активность дыхательных ферментов, что в свою очередь может отразиться на многих важных звеньях метаболических процессов пыльцы.

Существенный интерес представляет активность инвертазы, при функционировании которой из крахмала образуются моносахариды, обеспечивающие энергию для роста пыльцевой трубки. Кроме того, инвертаза причастна к механизму осмотического регулирования отношения между сосущей силой пыльцевой трубки и растяжимостью ее оболочки в процессе роста (Модилевский, 1963). Инвертазная активность, вероятно, обеспечивает образование предшественников для синтеза клеточной оболочки, как это было отмечено для корня (Rutherford, Bard, 1971).

Установлено, что активность инвертазы в пыльце опытных вариантов ниже, чем в контроле (табл. 2). Существеннее снижение активности в пыльце растений зоны сильного загрязнения. При этом следует отметить, что в пыльце устойчивого вида *Ligustrum vulgare* снижение активности фермента менее выражено. Так, у растений, произрастающих в условиях участка 2, она на 17.8 % ниже, чем в контроле, в то время как у *Syringa vulgaris* эта величина составляет 34.6 %.

ТАБЛИЦА 2

Влияние загрязнения среды на активность каталазы (мкл O_2 мг$^{-1}$ белка мин$^{-1}$), пероксидазы (D мг$^{-1}$ белка мин$^{-1}$), дегидрогеназы (D мг$^{-1}$ белка час$^{-1}$), инвертазы и амилазы, кислой фосфатазы (мкМ) глюкозы (мг$^{-1}$ белка мин$^{-1}$)

Вид	Каталаза	Пероксидаза	Дегидрогеназа	Инвертаза	Амилаза	Кислая фосфатаза
Ligistrum vulgare						
Контроль	52.12±0.90	0.12±0.002	0.032±0.001	0.90±0.01	0.15±0.006	1.23±0.01
Участок 1	45.10±1.20	0.39±0.006	0.030±0.001*	0.78±0.02	0.14±0.005*	1.11±0.03
Участок 2	40.62±1.26	0.24±0.012	0.028±0.001	0.74±0.02	0.12±0.002	1.02±0.02
Syringa vulgaris						
Контроль	47.23±1.50	0.36±0.005	0.027±0.001	1.36±0.05	0.16±0.006	0.86±0.02
Участок 1	37.91±0.86	0.30±0.004	0.018±0.002	1.02±0.02	0.12±0.003	0.70±0.03
Участок 2	32.10±0.89	0.25±0.008	0.014±0.001	0.89±0.10	0.10±0.004	0.62±0.02

---

* Различие между контролем и опытом статистически недостоверно.

Активность амилазы также ниже в пыльце растений опытных вариантов. Это свидетельствует о подавлении мобилизации крахмала в процессе прорастания пыльцы, а следовательно, и степени легко вовлекаемых в метаболизм доступных форм углеводов, что особенно важно для пыльцы сирени, более богатой крахмалом. А тем не менее активность этого фермента в условиях загрязнения больше снижается в пыльце именно этого вида. В пыльце *Ligustrum vulgare* контрольного варианта и зоны меньшего загрязнения среды различие в активности амилазы статистически недостоверно.

Как видно из табл. 2, пыльца растений загрязненных участков характеризуется и более низкой активностью кислой фосфатазы. Это может приводить не только к снижению интенсивности роста пыльцевой трубки, поскольку фосфатазы причастны к ключевым звеньям метаболизма растений (Flinn, Smith, 1967; Власюк, Тернавский, 1973; Hasegawa et al., 1976), в том числе и к росту (Hall, 1971), но и к нарушению усвоения растущей пыльцевой трубкой органических соединений фосфора тканей пестика. Т. П. Петровская-Баранова и Н. В. Цингер (1962) обнаружили экстрацеллюлярную секрецию кислых фосфатаз из пыльцевых трубок в окружающую среду. Так же как и внеклеточные фосфатазы корней (Ратнер, Самойлова, 1955), они обеспечивают возможность усвоения органических соединений фосфора.

Более существенное снижение активности фосфатазы в пыльце опытных растений по сравнению с контрольными отмечается у *Syringa vulgaris*.

Анализ данных по изменению активности ферментов в пыльце опытных растений по сравнению с контрольными свидетельствует о более существенном изменении ее физиологической активности в условиях большего загрязнения среды.

Таким образом, в условиях загрязнения среды отмечается снижение процента прорастания пыльцы и интенсивности роста пыльцевых трубок. Чем выше уровень загрязнения, тем существеннее угнетаются эти процессы. Это согласуется со снижением физиологической активности пыльцы, подавлением активности ферментативных процессов, играющих важную роль в процессах ее жизнедеятельности. У толерантного вида *Ligustrum vulgare* загрязнение среды не вызывает столь глубоких нарушений активности каталазы, дегидрогеназы, инвертазы, амилазы и кислой фосфатазы, как у чувствительного *Syringa vulgaris*. В изменении активности пероксидазы в пыльце этих видов наблюдается противоположная направленность. Она снижается по сравнению с контролем в пыльце растений *Syringa vulgaris*, растущих в условиях загрязнения среды, и возрастает в пыльце *Ligustrum vulgare*. Изменение физиологической активности пыльцы, вероятно, может быть одной из причин падения семенной продуктивности растений в условиях загрязнения среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипов В. Г. Влияние дыма и газа, выбрасываемых промышленными предприятиями, на сезонное развитие деревьев и кустарников // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 1. С. 92—95. — *Антипов В. Г.* Действие газов, выбрасываемых промышленными предприятиями, на семена деревьев и кустарников // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 8. С. 1230—1232. — *Бессонова В. П., Кононова И. И.* Древесные и кустарниковые растения в условиях металлургических предприятий. М., 1987. Деп. в ВИНИТИ. 27.05.87, № 3823-1387. — *Власюк П. А., Тернавский И. А.* Неспецифические фосфатазы растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1973. Т. 5, вып. 4. С. 377—383. — *Вольф В. Т.* Статистическая обработка опытных данных. М.: Колос, 1966. 253 с. — *Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М.* Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. шк., 1975. 392 с. — *Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Долгова Л. Г., Грицан Н. П.* Фитотоксическое действие газообразных фторидов на зерновые культуры // С.-х. биология. 1989. № 3. С. 56—61. — *Добровольский И. А.* Сельскохозяйственные растения вблизи источников загрязнения среды // Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1971. С. 41—46. — *Козел Я., Малый В.* Влияние промышленных выбросов на свойства почвы и урожай // Междунар. с.-х. журн. 1967. № 2. С. 68—70. — *Модилевский Я. С.* Цитоэмбриология высших растений. Киев: Изд-во АН УССР. 1963. 371 с. — *Петровская-Баранова Т. П., Цингер Н. В.* Гистохимическое исследование фосфатаз пыльцы, пыльцевых трубок и корневых волосков // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 9. С. 1327—1333. — *Ратнер Е. И., Самойлова С. А.* Усвоение растениями органических соединений ортофосфорной кислоты в связи с внеклеточной фосфатазной активностью корней // Физиология растений. 1955. Т. 2, вып. 6. С. 518—528. — *Столяренкова З. Н., Кукушкин С. В.* Репродуктивная способность древесно-кустарниковых растений в условиях промышленной среды // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование. Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1988. С. 51—56. — *Agarwala S. C., Sharma P. N., Chatterjee C., Sharma C. P.* Developmental and enzymatic changes during pollen development in boron deficient maize plants // J. Plant Nutr. 1983. Vol. 3, N 1—4. P. 329—336. — *Cox R. M.* Sensitivity of forest plant reproduction to long—range transported air pollutants: the effects of wet deposited acidity and copper on reproduction of *Populus tremunloides* // New Phytol. 1988. Vol. 110, N 1. P. 33—38. — *Dhingra H. R., Vargnesc T. M.* Effect of growth regulators on the in vitro germination and tube growth of maize (*Zea mays* L.) pollen from plants raised under sodium chloride salinity // New Phytol. 1985. Vol. 100, N 4. P. 563—569. — *Hall J. L.* Cytochemical localization of ATP-ase activity in plant roots // Microscopy (Oxford). 1971. Vol. 93, N 2. P. 219—229. — *Hasegawa J., Lynn K. R., Brockbank W. J.* Isolation and partial characterization of cytoplasmic and wall-bound acid phosphatases from wheat roots // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54, N 4. P. 1163—1169. — *Flinn A. M., Smith D. L.* The localization of enzymes in the cotyledons of *Pisum arvense* L. during germination // Planta. 1967. Vol. 75, N 1. P. 10—22. — *Lowry O. H., Lopes J. A.* The determination of inorganic phosphate in the presence of labile phosphate esters // J. Biol. Chem. 1946. Vol. 162. P. 421—428. — *Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Earr A. L., Randall R. J.* Protein measurement with Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. N 1. P. 265. — *Rutherford P. P., Bard D. R.* Water uptake and invertase and hydrolase activities in chicory root discs treated with various plant growth regulators // Phytochemistry. 1971. Vol. 10. P. 1635—1638.

Днепропетровский
государственный университет.

Получено 7 III 1990.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 56(118) : 582.672.2(571.1)

© 1991 г.

Л. Б. Головнева

ВИДЫ РОДА *TROCHODENDROIDES* (*CERCIDIPHYLLACEAE*) В МААСТРИХТ–ДАТСКОЙ РАРЫТКИНСКОЙ ФЛОРЕ КОРЯКСКОГО НАГОРЬЯ

L. B. GOLOVNEVA. THE SPECIES OF THE GENUS *TROCHODENDROIDES* (*CERCIDIPHYLLACEAE*) IN MAASTRICHTIAN–DANIAN RARYTKIN FLORA OF THE KORYAK UPLAND

В результате анализа растительных остатков из рарыткинской, корякской и каканаутской свит (поздний мел, Корякское нагорье) развитие флоры в этом регионе подразделено на два этапа — горнореченский (средний маастрихт) и рарыткинский (поздний маастрихт—даний). На материале рарыткинской флоры произведен анализ изменчивости листьев рода *Trochodendroides*. Описано 4 новых вида этого рода.

Представители рода *Trochodendroides* широко распространены в умеренных позднемеловых и палеогеновых флорах Северного полушария. Не является исключением и флора рарыткинской свиты маастрихт—датского возраста, основные месторождения которой встречаются на северо-востоке Корякского нагорья в нижней части бассейнов рек Анадырь и Великая.

Лучше всего рарыткинская свита развита в восточной части хребта Рарыткин в бассейне р. Горная (левый приток Великой) и на правом берегу Анадыря, где на поверхность выходит большое поле континентальных пород, представленных циклически чередующимися песчаниками, алевролитами и углями общей мощностью около 2000 м. Здесь рарыткинская свита имеет максимальные мощность и возрастную протяженность, залегая согласно на морских осадках белореченской свиты с фауной позднего турона—коньяка и перекрываясь с угловым несогласием осадочно-вулканогенной толщей умкинской свиты с флорой эоценового возраста (Волобуева, Терехова, 1974). На юго-запад от бассейна р. Горной отложения рарыткинской свиты выходят на поверхность в виде узкой полосы, расположенной между р. Великой и хребтом Рарыткин. В стратотипическом разрезе (Тамватнейское ущелье, среднее течение р. Великой) мощность рарыткинской свиты уменьшается до 950 м и ее возраст оценивается по флоре как маастрихт—датский (Василевская, 1963).

По литологии и флоре В. И. Волобуева и Г. П. Терехова (1974) делят рарыткинскую свиту на три подсвиты. Остатки растений встречаются по всей свите, но в результате большой возрастной протяженности рарыткинская флора неоднородна и в ней можно выделить два крупных флористических комплекса, которые отражают самостоятельные этапы развития флоры на Северо-Востоке СССР. Эти этапы получили названия горнореченского и рарыткинского. Наибольшей известностью пользуется более поздний рарыткинский флористический комплекс. Он давно привлекает внимание палеоботаников (Байковская, 1956; Криштофович, 1958; Василевская, 1963; Вахрамеев, 1966; Аблаев, 1973, 1974; Василевская, Абрамова, 1974; Буданцев, 1983), но до сих пор остается мало изученным. Остатки растений происходят из отложений средней и верхней подсвит, которые несколько отличаются друг от друга по набору видов. Общими являются доминирующие виды в основном широкого географического и стратиграфического распространения, присутствующие практически во всех местонахождениях. Это *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Glyptostrobus nordenskioldii* (Heer) R. W. Brown, *Microconium beringianum* Golovn., *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Corylus beringiana* (Krysht.) Golovn.

Кроме этих видов для раннерарыткинского комплекса характерны *Arthollia rarytkensis* Golovn., *Nyssa tschukotica* Golovn. sp. nov., *Celastrinites septentrionalis* (Krysht.) Golovn., *Platanus raynoldsii* Newb., *Quercus groenlandica* Heer, *Haemanthophyllum cordatum* Golovn., *Rarytkinia terechovae* Vassilevsk. et Golovn.

В позднерарыткинском подкомплексе встречаются *Onoclea hesperia* R. W. Brown, *Coniopteris tschuktschorum* (Krysht.) Samyl., *Taxites cephalotaxifolius* Golovn. sp. nov., *Platanus raynoldsii, Quercus groenlandica, Viburnum pseudoantiquum* Golovn. sp. nov., *Vitis olrikii* Heer, *Pterospermites platanoides* Golovn. sp. nov.

Более ранняя горнореченская флора приходится на нижнюю часть свиты и тоже делится на два подкомплекса, которые довольно резко отличаются от рарыткинской флоры по систематическому составу, а также большим участием мелколистных форм. Растительные остатки в нижней подсвите встречаются редко и поэтому горнореченская флора оставалась до сих пор почти неизвестной. Только Н. Д. Василевская и Л. Н. Абрамова (1974) описали из нее небольшую коллекцию, в которой, однако, не было характерных видов. Нам удалось значительно пополнить сведения о горнореченской флоре и обнаружить в ней много новых форм. Это дает основание выделять особый этап в эволюции древнеберингийской палеофлоры. В нижнем подкомплексе преобладают *Equisetum* sp., *Sequoia minuta* Sveshn., *Trochodendroides bifida* Golovn. sp. nov., *Peculnea pinnatiloba* Golovn. sp. nov., *Celastrinites* sp. Реже встречаются *Nilssonia serotina* Heer, *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, *Metasequoia* sp., *Trochodendroides longifolia* Golovn. sp. nov., *Quereuxia flabellata* Golovn., *Palaeotrapa bicornata* Golovn. sp. nov. Единично представлены *Osmunda* sp., *Cissus pseudomarginata* Golovn. sp. nov., мелкие листья платановых. В верхнем подкомплексе среди хвойных начинает преобладать *Glyptostrobus nordenskioldii*, а среди покрытосеменных — *Celastrinites septentrionalis* (Krysht.) Golovn., *Dyrana orientalis* Golovn. sp. nov. и *Platanus rarinervis* Golovn. sp. nov. Менее обильны *Nilssonia serotina* Heer, *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, *Trochodendroides bifida* Golovn., *Corylus beringiana* (Krysht.) Golovn., *Renea actinidifolia* Golovn. sp. nov.

Все комплексы горнореченской и рарыткинской флор не являются резко обособленными друг от друга. Располагаясь последовательно в одном разрезе, они имеют много переходных форм, что делает их удобным объектом для изучения эволюции флоры в данном регионе.

Флора рарыткинского этапа отличается от горнореченской более крупными размерами листьев доминирующих форм покрытосеменных, исчезновением последних цикадофитов (*Nilssonia*), заменой древних хвойных *Sequoia minuta, Cryptomerites* на более молодые *Metasequoia, Glyptostrobus, Taxodium*, уменьшением доли вымерших формальных родов покрытосеменных и преобладанием их современных родов. Общих форм для горнореченского и рарыткинского этапов немного. Это *Equisetum arcticum* Heer, *Ginkgo adiantoides, Metasequoia occidentalis, Glyptostrobus nordenskioldii, Microconium beringianum, Trochodendroides arctica, Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht., *Corylus beringiana.* В основном это виды, которые в небольшом количестве появляются еще на горнореченском этапе, но начинают доминировать в рарыткинской флоре.

К горнореченскому флористическому комплексу близка флора из каканаутской свиты, которая распространена на р. Каканаут в районе Пекульнейского озера. Она также отнесена к горнореченскому этапу развития флоры. Слои с остатками растений в каканаутской свите подстилаются отложениями с иноцерамами, которые дают возможность датировать нижний предел существования каканаутской флоры, вероятнее всего, средним маастрихтом (Несов, Головнева, 1990).

К рарыткинскому этапу помимо рарыткинского комплекса относится корякский флористический комплекс, известный из отложений верхней части корякской свиты на р. Эмима (лагуна Амаам). По своему составу он аналогичен раннерарыткинскому подкомплексу и отличается от него только несколькими видами. Слои с корякской флорой подстилаются морскими отложениями с позднекампанскими—раннемаастрихтскими иноцерамами (Василевская, Абрамова, 1974). Верхний возрастной предел корякской флоры определяется находками аммонитов (Волобуева, Красный, 1979) в верхней части холминской свиты выше комплекса растений, по составу сходного с корякским, и находками иноцерамов в основании чукотской свиты в долине р. Алькатваам, которая трансгрессивно налегает на корякскую свиту (Дундо и др., 1974).

Таким образом, время существования каканаутской и корякской флор заключено в пределах среднего и позднего маастрихта (см. рисунок).

Мелколистность каканаутской и горнореченской флор, а также присутствие в них цикадофитов, показывает, что они были более термофильными, чем корякская и раннерарыткинская. В связи с этим переход от горнореченского этапа к рарыткинскому привязывается к рубежу среднего и позднего маастрихта, ко времени глобального похолодания климата (Кауффман, 1986). Позднерарыткинская флора не имеет аналога во время формирования корякской свиты и, по-видимому, соответствует данию. Датский возраст верхов рарыткинской свиты подтверждается и палинологическими данными (Хайкина, Белая, 1966; В. С. Маркевич, уст. сообщ., 1988).

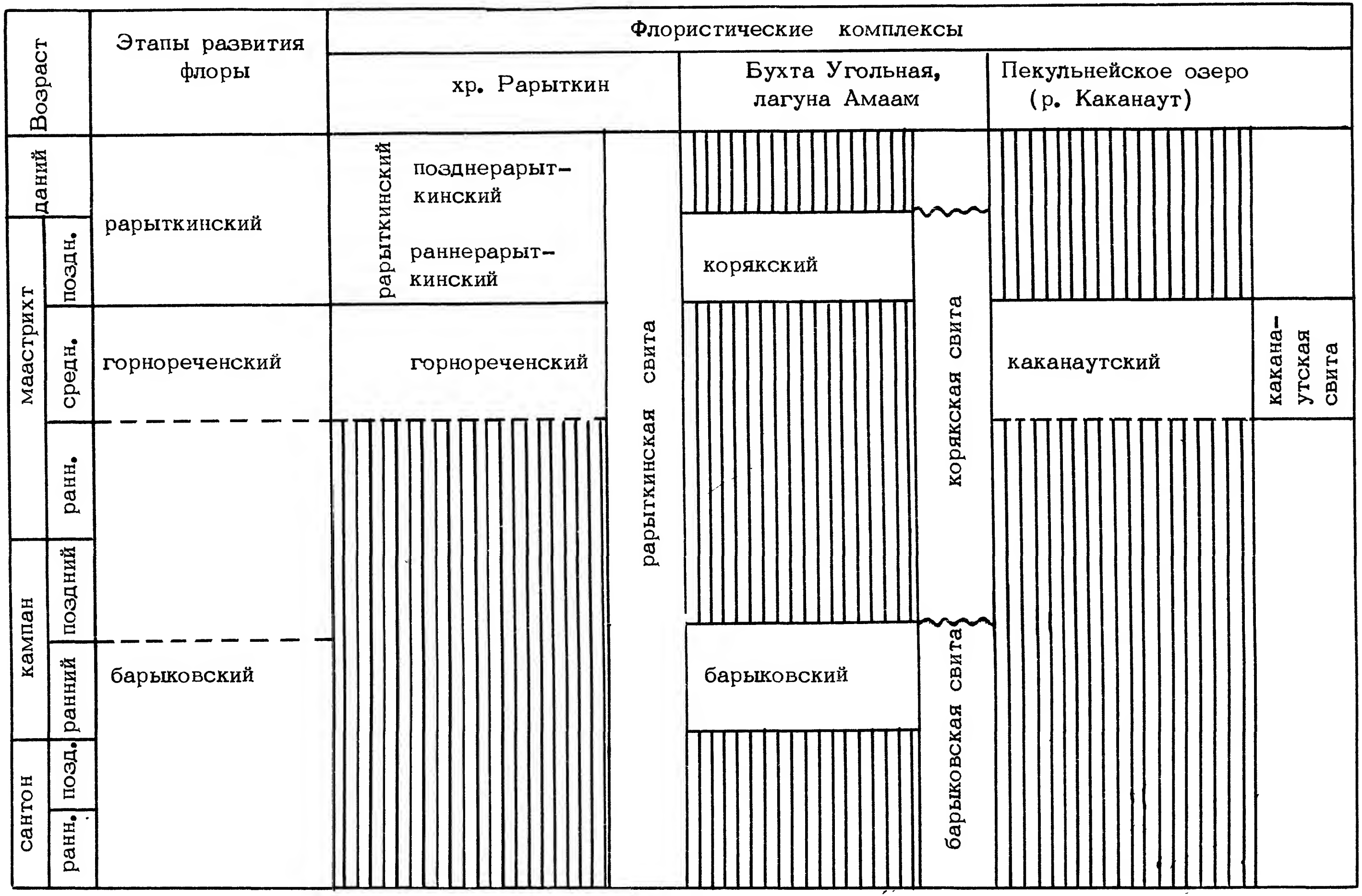
Таким образом, горнореченский этап, видимо, следует датировать средним маастрихтом, а рарыткинский этап — поздним маастрихтом—данием. При этом обращает на себя внимание, что основная перестройка флоры произошла не на рубеже маастрихта и дания, а несколько раньше — на переходе от среднего к позднему маастрихту.

Остатки листьев рода *Trochodendroides* встречаются в рарыткинской свите почти во всех местонахождениях, но обычно не являются доминирующими, за исключением тех случаев, когда они образуют монодоминантные «листовые кровли» в отдельных слоях. По частоте встречаемости остатки *Trochodendroides* стоят в ряду после *Corylus, Metasequoia, Glyptostrobus, Microconium*, а в нижней части свиты — после *Peculnea, Celastrinites, Platanus*. Количество листьев *Trochodendroides* несколько увеличивается в верхней части свиты, где этот род нередко становится содоминантом *Corylus*.

Как известно, род *Trochodendroides* отличается высоким полиморфизмом листьев и сходными морфологическими рядами их изменчивости в широком географическом и возрастном диапазоне. Это всегда вызывало затруднения и разночтения при выделении и разграничении видов, а также определяло существование различных точек зрения на объем и классификацию самого рода.

Подробный обзор номенклатурных разработок, касающихся рода *Trochodendroides* приведен в статье Л. Ю. Буданцева и Е. Р. Мохова (1986). Одни авторы (Криштофович, 1958; Криштофович, Байковская, 1966; Красилов, 1976) рассматривают род *Trochodendroides* и его центральный вид *T. arctica* как полиморфные и широко распространенные таксоны, другие (Ильинская, 1972, 1974; Tanai, 1981) склонны выделять различные морфотипы в качестве самостоятельных видов или даже переводить их в состав других родов (*Cocculus, Cercidiphyllum, Tetracentron* и др.).

В настоящей статье мы придерживаемся широкой трактовки вида *T. arctica*, хотя, учитывая обширную область его распространения, весьма вероятно допускать, что он является сборным. Тем не менее, простой морфологический анализ признаков не позволяет в настоящее время надежно проводить разграничение отдельных видов. Так, например, В. А. Красилов (1976) описал



Этапы развития флоры на северо-востоке Корякского нагорья.

серию морфотипов *T. arctica* из цагаянской флоры, которые раньше относили к разным видам *Trochodendroides*, и показал, что различные признаки комбинируются довольно произвольно, не проявляя устойчивых корреляций. Определенным выходом из этого положения может быть подразделение выборки листьев *Trochodendroides* в каждой конкретной флоре на морфотипы и их подробное описание (Буданцев, Мохов, 1986). Это позволит иметь более четкое представление о полиморфизме *T. arctica* в различных флорах и возможно даст материал для более обоснованного выделения видов в будущем.

Кроме *T. arctica* во флоре хр. Рарыткин имеются листья, которые не укладываются в обычные морфологические ряды этого вида. Такие уклоняющиеся формы с более или менее постоянным комплексом коррелирующих признаков описываются как новые виды. Ниже дано описание морфотипов *T. arctica.*

Всего во флоре хр. Рарыткин выделено 5 видов рода *Trochodendroides: T. arctica, T. lamutensis* Colovn. sp. nov., *T. bifida* Golovn. sp. nov., *T. bidentata* Golovn. sp. nov., *T. longifolia* Golovn. sp. nov. Их остатки распределяются в отложениях свиты следующим образом: *T. longifolia* и *T. bifida* присутствуют в нижней части свиты (*T. longifolia* — только в одной точке, а *T. bifida* — в значительном количестве во многих местонахождениях); остатки *T. arctica* в нижней части свиты единичны, в основном этот вид приурочен к средней и верхней частям свиты, где он — один из характерных компонентов флоры; *T. lamutensis* и *T. bidentata* встречаются только в верхней половине свиты.

Помимо морфологических отличий важным критерием при выделении новых видов служила стратиграфическая приуроченность остатков к отдельным горизонтам рарыткинской свиты и их тафономическая обособленность от других типов листьев. Другим обязательным условием был достаточно большой объем выборки из одного местонахождения (от 20 до 100 образцов), что позволяло оценить постоянство комплекса дифференциальных признаков и их изменчивость, которая часто оказывалась параллельной изменчивости в морфологических рядах *T. arctica.*

Во многих местонахождениях рарыткинской свиты найдены плоды *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinskaja. Интересно, что несмотря на довольно большие и тщательные сборы, нигде не были обнаружены остатки *Nordenskioldia*, которые обычно встречаются вместе с *Trochodendroides* и *Nyssidium.*

Среди рарыткинских представителей рода *Trochodendroides* вид *T. arctica* обладает наибольшей степенью полиморфизма. Однако по сравнению с другими *T. arctica*, например из цагаянской флоры (Красилов, 1976), его изменчивость менее широкая.

Во флоре рарыткинской свиты встречаются следующие морфотипы *T. arctica.*

1. Листья средние и мелкие, от 3.5—5 до 8—10 см дл. (табл. III, *1, 6*; табл. IV, *1—3*). Форма листа широкояйцевидная, округлая, часто поперечно-широкоовальная с короткой заостренной, реже широко закругленной или усеченной верхушкой и усеченным, выемчатым, реже округло-клиновидным основанием. Край обычно цельный, реже слабоволнистый или мелкогородчатый. Жилкование 5—7-нервное. Внутренние базальные жилки дуговидноизогнутые и сходятся у верхушки к центру. Арена эллиптическая, от $^1/_2$ до $^1/_3$ ширины листа, с ветвисто-лестничным жилкованием. Наружные базальные жилки и их ответвления образуют серии петель, постепенно уменьшающихся к краю. В случае городчатого края некоторые мелкие ответвления могут оканчиваться в зубцах. Третичное жилкование полигонально-сетчатое.

Этот морфотип является преобладающим среди других (около 90 %). Его вариацией можно считать форму с вытянутой в длину, суженной и заостренной верхушкой, близкую к морфотипу вида *T. smilacifolia* (Newb.) Krysht. В рарыткинской флоре такие листья встречаются очень редко. В единственном экземпляре найден лист с пельтатным основанием (табл. III, *3*), которое образовано лопастным щитком. Эта форма является аномальной для *T. arctica.*

2. Листья мелкие, 1—4 см дл. (табл. III, *4*, *5*; IV, *4*), широкоэллиптической или продолговатояйцевидной формы, с округлым, ширококлиновидным основанием и вытянутой заостренной верхушкой. Край цельный или с редкими, мелкими зубчиками. Жилкование 3-нервное. Арена клиновидная, реже эллиптическая. Листья, принадлежащие к этому морфотипу, раньше часто относили к родам *Paliurus* или *Ziziphus*.

3. Листья мелкие, по форме близкие к предыдущему морфотипу, но имеющие только одну центральную жилку (табл. IV, *5*). Боковые жилки не образуют арены, а петлевидно соединяются друг с другом.

Морфотипы *2* и *3* составляют примерно 10 % от общего числа образцов и представляют собой листья верховой формации.

4. Листья средние, 4—6 см дл. (табл. III, *2*), яйцевидные с усеченным или слабосердцевидным основанием и суженной заостренной верхушкой. Край мелкозубчатый. Строение жилкования такое же, как у морфотипа *1*. От вышеописанных морфотипов отличается строением края. Частые, мелкие зубчики с входящими в них ответвлениями жилок не характерны для *T. arctica*. Найдено всего три таких экземпляра.

5. Листья средние и крупные, 8—13 см дл., округло-яйцевидной или поперечно-овальной формы с коротко заостренной или широкозакругленной верхушкой и сердцевидным основанием. Край крупногородчатозубчатый, основание листа обычно цельное. Жилкование 5—7-нервное. Арена широкоэллиптическая, около половины ширины листа. Базальные жилки образуют 2—3 ряда крупных петель, после чего от внешнего края петель отходят ответвления в зубцы.

Листья такой формы обычно относят к морфотипу «richardsonii». В рарыткинской флоре они встречаются довольно редко.

Таким образом, листья рарыткинских *T. arctica* с точки зрения изменчивости представляют собой довольно цельную группу. Большинство образцов принадлежит к наиболее типичному морфотипу *1*. Сходный морфотип в цагаянской флоре имеет название «arctica» (Красилов, 1976), а во флоре Анадырки «cocculifolia» (Буданцев, Мохов, 1986). Морфотип *2* или «ziziphoila» также типичен, хотя и менее обилен, так как, по-видимому, состоит из листьев верховой формации. Уклоняющиеся от этих двух форм листья встречаются единично. Во флоре рарыткинской свиты отсутствуют многие морфотипы, отмеченные для цагаянской свиты и флоры Анадырки, такие как «cercidifolia», «tetracentrifolia» и др.

Trochodendroides longifolia Golovn. sp. nov.

(табл. I, *7*)

Описание. Листья ланцетные, 6—10 см дл. и 1.5—3 см шир., иногда более мелкие и широкие, с клиновидным или ширококлиновидным, слегка закругленным основанием и суженной заостренной верхушкой. Край мелкозубчатый. Зубчики невысокие, сильно прижатые, с притупленной верхушкой. Основание листа цельнокрайное. Жилкование 3—5-нервное, но развита практически только внутренняя пара базальных жилок. На протяжении большей части длины листа они идут параллельно оси, примерно посередине между центральной жилкой и краем, и начинают образовывать петли, сливающиеся с центральной жилкой, около самой верхушки. Вторая пара базальных жилок почти от самого основания образует ряд петель, идущих вдоль жилок верхней пары. Поскольку листья узкие, то второго ряда петель практически не образуется. От внешнего края петель к краю листа отходят короткие ответвления и оканчиваются в зубцах. Иногда имеется третья пара базальных жилок. Они слаборазвитые, идут вдоль края и быстро пропадают, разветвляясь на более мелкие жилки. Третичное жилкование внутри арены ветвисто-лестничное, снаружи — полигонально-сетчатое.

Голотип: колл. БИН АН СССР № 967, обр. № 850, Корякское нагорье, р. Горная, нижняя часть рарыткинской свиты, маастрихт; табл. I, *7*.

Материал и местонахождения. Около 40 отпечатков листьев, р. Правая Горная, обн. 61.

Сравнение. Среди морфотипов *T. arctica* листьев, подобных *T. longifolia*, не встречено. Новый вид отличается от всех известных видов *Trochodendroides* узкими длинными листьями с заостренной верхушкой, сходными по форме с листьями некоторых видов ив.

Переходными к *T. longifolia* по форме и жилкованию могут быть некоторые морфотипы *T. arctica* из группы «ziziрholia». Подобные сильно вытянутые листья часто и относят к роду *Ziziphus*. Но поскольку от обычных листьев *T. arctica* листья *T. longifolia* отличаются только формой пластинки, а существование в мелу современного, к тому же тропического, рода *Ziziphus* не доказано, то здесь эти листья описываются в составе рода *Trochodendroides*.

Листья *T. longifolia* найдены только в одном местонахождении, где, однако они представлены большим числом экземпляров, образуя «листовые кровли» в нескольких слоях. К сожалению, большинство образцов имеют плохую сохранность.

Trochodendroides lamutensis **Golovn. sp. nov.**

(табл. I, *1—3*, *6*; табл. IV, *7*)

Название вида — по р. Ламутской.

Описание. Листья овальные или эллиптические, реже немного яйцевидные, дл. 5—10 см, шир. 3.5—8 см. Размеры наиболее крупного экземпляра — 13 и 6 см. Основание закругленное, у черешка немного оттянутое. Верхушка тупая или закругленная, оканчивается выемкой между двумя небольшими трапециевидными зубчиками, либо низким пологим зубцом, реже короткозаостренная, оканчивающаяся крупным зубцом. Край листа зубчатый. В средней части листа зубцы довольно крупные, редкие, косо вперед направленные, с закругленными выемками и притупленной верхушкой. Ближе к основанию они становятся более прижатыми и нижняя часть листа практически цельнокрайная. У верхушки зубцы становятся чаще и мельче, иногда приобретают трапециевидную форму. Жилкование 3—5-нервное. Внутренние базальные жилки поднимаются вертикально вверх и у верхушки сходятся к центральной, образуя 3—4 петли. Арена узкоовальная или эллиптическая. Внутренние базальные соединяются с центральной жилкой частыми изогнутыми анастомозами. Нижняя пара базальных жилок дает начало ряду крупных петель, которые идут вдоль первой пары базальных. С внешней стороны от этих петель могут отходить более мелкие петли, уменьшающиеся по направлению к краю и к вершине листа или короткие ответвления, оканчивающиеся в зубцах.

Голотип: колл. БИН АН СССР № 967, обр. 835, Корякское нагорье, нижняя часть бассейна р. Анадырь, р. Ламутская, обн. 87, верхняя часть рарыткинской свиты, даний; табл. I, *3*.

Материал и местонахождения. Около 20 отпечатков листьев, р. Ламутская, обн. 87.

Сравнение. Листья *T. lamutensis* отличаются от листьев *T. arctica* наличием только овальной или эллиптической формы и характером зубчатости. По форме листа новый вид сходен с листьями морфотипа «ziziрholia», но последние имеют обычно суженную заостренную верхушку и цельный либо мелкозубчатый край, а не крупнозубчатый, как у *T. lamutensis*. Арена у таких листьев *T. arctica* чаще клиновидная, а не эллиптическая, как у *T. lamutensis*. Для нового вида характерна малая степень полиморфизма. Крупные листья имеют тупую верхушку и правильную овальную или эллиптическую форму, мелкие листья иногда бывают яйцевидными с приостренной верхушкой.

Trochodendroides bifida **Golovn. sp. nov.**
(табл. I, *4*, *5*; табл. III, *7*, *8*)

Описание. Листья мелкие, 2—4 см дл. и 1—4 см шир., округлой, лопатовидной, реже ромбовидной формы. Основание клиновидное или округло-клиновидное, оттянутое около черешка. Верхушка округлая или усеченная, часто с небольшой выемкой в средней части. Край цельный, иногда слегка волнистый. Жилкование 3-нервное. Базальные жилки дуговидно изгибаются и присоединяются к центральной, образуя арену клиновидной или обратнояйцевидной формы. Фестончато-брохидодромное жилкование с наружной стороны арены развито плохо.

Можно выделить следующие морфотипы данного вида.

1. Листья с ширококлиновидным основанием и округлой, усеченной раздвоенной верхушкой. По форме лопатовидные или обратнояйцевидные, трехпальчатонервные, 1.5—3 см дл. и 1.5—2.5 см шир.

2. Листья более крупные, округлые или поперечноширокоовальные, с округло-клиновидным основанием и закругленной или усеченной верхушкой, трехпальчатонервные, 2.5—4 см дл. и 2.5—4 см шир.

3. Листья ромбовидные, с клиновидным основанием и коротко заостренной верхушкой, 1.5—2 см дл. и 1.2—1.6 см шир. Развита только центральная жилка.

Чаще всего встречается морфотип *1.* Листья морфотипа *3* мелкие и характерны, по-видимому, для верховой формации. Морфотип *2* характеризует крупные, хорошо развитые листья.

Голотип: колл. БИН АН СССР № 967, обр. № 870, Корякское нагорье, р. Левая Горная, обн. 26, нижняя часть рарыткинской свиты, маастрихт; табл. III, *7*.

Материал и местонахождения. Около 50 отпечатков листьев, р. Левая Горная, обн. 26, 28; р. Правая Горная, обн. 5, 61, 64, 65, 66, 103.

Сравнение. Листья нового вида отличаются от листьев *T. arctica* прежде всего мелкими размерами и меньшей степенью изменчивости. Подобные мелкие, как бы неразвитые листья характерны для ранних флор позднего мела. В самом конце мела и в палеогене они уже не встречаются. Их заменяют виды с более крупными листьями, морфологические признаки которых усложняются и подвержены большему полиморфизму. В рарыткинской свите *T. bifida* встречается только в нижней части. Однако морфотип *2* близок к типичному морфотипу «cocculifolia» вида *T. arctica* и может встречаться среди его листьев.

Trochodendroides bidentata **Vassilevsk. et Golovn.**
(табл. I, *8*; табл. II, *1*, *2*; табл. IV, *6*)

T. smilacifolia auct. non (Newb.) Krysht.: Криштофович 1958, Ископаемые фл. Пенжин. губы, оз. Тас-Тах и хр. Рарыткин: 112, табл. 13, фиг. 1. — *Cercidiphyllum richardsonii* auct. non (Heer) Sew. et Edw.: Ильинская 1974, Род *Cercidiphyllum*: табл. 52, фиг. 6. — *Trochodendroides bidentata* Vassilevsk.; Василевская, Абрамова, 1974, Флористические комплексы верхнемел. отл. Корякско-Анадырской области: 33, nom, nudum. — *T. gigantea* Vassilevsk., ibid.: 34, nom nudum.

Описание. Листья средние и крупные, 7—13 см дл. и 8—15 см шир. Самый крупный отпечаток достигает 16 см дл. Форма листа округло-яйцевидная либо поперечноширокоовальная. Верхушка чаще всего заостренная и несколько оттянутая, реже тупая. Основание обычно выемчатое или округлое, или усеченное. Край городчато-зубчатый. Зубцы крупные, с широким основанием и закругленной верхушкой, часто с более мелкими зубчиками на спинной стороне. Верхушка листа оканчивается крупным заостренным зубцом. Жилкование 5-нервное. Внутренние базальные жилки расходятся в стороны, слабодуговидноизогнутые или почти прямые, оканчиваются в зубцах. Арена незамкнутая, ширококлиновидная. Боковые жилки в количестве 3—4 пар отходят начиная с середины центральной жилки и тоже оканчиваются в зубцах. Базальные жилки имеют 4—5 базископических ответвлений, нижние из которых также ветвятся. Все ответвления слабодуговидноизогнутые или прямые, оканчиваются в зубцах либо раздваиваются около края и образуют петли, а в зубцы отходят ответвления от средней части петель. Вторичные жилки соединяются изогнутыми лестничными анастомозами.

Голотип: колл. БИН АН СССР № 967, обр. № 1003, Корякское нагорье, р. Анадырь, обн. 81, верхняя часть рарыткинской свиты, даний; табл. II, *1*.

Материал и местонахождения. Около 50 отпечатков листьев, р. Анадырь, обн. 81; р. Левая Горная, обн. 40, 41.

Сравнение. Листья *T. bidentata* отличаются от листьев *T. arctica* более крупными размерами и характером жилкования: почти все вторичные жилки оканчиваются в зубцах и соединяются лестничными анастомозами, фестончато-брохидодромное жилкование отсутствует, базальные жилки почти прямые, а не дуговидно сходящиеся, образуют ширококлиновидную, незамкнутую арену, выше базальных от центральной жилки отходит несколько пар вторичных, которые тоже оканчиваются в зубцах. Край листа с крупными, двоякогородчатыми зубцами также не характерен для *T. arctica*.

Листья *T. bidentata* проявляют сходство с морфотипом *T. arctica*, описанным Л. Ю. Буданцевым и Е. Р. Моховым (1986) под названием «populifolia» из флоры р. Анадырки, а также с морфотипом вида *T. richardsonii* (Heer) Krysht. И. А. Ильинская (1974) в качестве примера типичного, по ее мнению, *T. richardsonii* (который она переводит в род *Cercidiphyllum*) приводит как раз образец из рарыткинской свиты, который нами относится к *T. bidentata*. Мы считаем, что *T. richardsonii* является не самостоятельным видом, а одним из морфотипов *T. arctica*, поскольку и в типовом местонахождении в Гренландии, и в цагаянской флоре, где этот вид также установил О. Heer, между *T. arctica* и *T. richardsonii* имеются промежуточные формы. Основными характерными признаками *T. richardsonii* традиционно считаются крупные размеры листа и крупнозубчатый край. Строение жилкования и зубцов при этом не учитывается. При такой неопределенной трактовке вида к *T. richardsonii* могут быть отнесены такие разные листья как *T. bidentata* с его перисто-пальчатым, почти краспедодромным жилкованием и двоякогородчатыми зубцами или листья с фестончато-брохидодромным жилкованием и крупными трапециевидными зубцами, которые рассматриваются как *T. richardsonii* в цагаянской флоре (Криштофович, Байковская, 1966).

В рарыткинской свите переходные формы между *T. arctica* и *T. bidentata* отсутствуют, и эти виды встречаются в разных местонахождениях.

Современной актуалистической моделью *Trochodendroides*, вероятно, могут быть некоторые виды ив или тополей, обитающие в долинах рек. Именно в долинах рек складываются особые условия среды, характеризующиеся одновременно постоянством (смягчающее воздействие на климат) и разнообразием (различный уровень грунтовых вод, паводки, принос осадков), которые могут объяснить как высокий полиморфизм, свойственный видам рода *Trochodendroides*, так и длительное существование и широкое географическое распространение этого рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. К характеристике типового местонахождения флоры рарыткинской свиты Южной Чукотки // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1973. № 6. С. 113—118. — *Аблаев А. Г.* Рарыткинская флора р. Анадырь, Южная Чукотка // Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 90—108. — *Байковская Т. Н.* Верхнемеловые флоры Северной Азии // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. 1956. Вып. 2. С. 49—181. — *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с. — *Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р.* Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 19—27. — *Василевская Н. Д.* Флористическая характеристика мезозойских и кайнозойских отложений центральной и восточной частей Корякского нагорья // Геология Корякского нагорья. М.: Недра, 1963. С. 91—96. — *Василевская Н. Д., Абрамова Л. Н.* Флористические комплексы верхнемеловых отложений Корякско-Анадырской области // Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: Изд-во НИИГА, 1974. С. 31—38. — *Вахрамеев В. А.* Позднемеловые флоры тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1966. № 3. С. 76—87. — *Волобуева В. И., Терехова Г. П.* К стратиграфии сенонских отложений хребта Рарыткин // Колыма. 1974. № 2. С. 43—48. — *Волобуева В. И., Красный Л. Л.* Маастрихт—неогеновые отложения восточной части Корякского нагорья. М.: Наука, 1979. 82 с. — *Дундо О. П., Василевская Н. Д., Короткевич В. Д., Василенко Л. В.* Новые данные о возрасте и объеме чукотской свиты в восточной части Корякско-Анадырской области // Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: Изд-во НИИГА, 1974. С. 58—65. — *Ильинская И. А.* Уточнение объема рода *Trochodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus* // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 1. С. 17—30. — Ильинская И. А. Роды *Trochodendroides, Cercidiphyllum* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 115—128. — *Кауффман Э. Д.* Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. М.: Мир, 1986. С. 156—254. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 91 с. — *Криштофович А. Н.* Меловая флора бассейна р. Анадырь. Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тас-Тах и хр. Рарыткин // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. 1958. Вып. 3. С. 9—120. — *Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области // А. Н. Криштофович. Избранные труды. Л.: АН СССР, 1966. С. 184—320. — *Несов Л. А., Головнёва Л. Б.* История развития флоры, фауны позвоночных и климата в позднем сеноне на северо-востоке Корякского нагорья // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990. — *Хайкина С. Л., Белая Б. В.* Спорово-пыльцевые комплексы из меловых и палеогеновых отложений басс. р. Анадырь и района бухты Угольной // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магаданское книжн. изд-во, 1966. Вып. 19. С. 77—172. — *Tanai T.* The revision of the so-called «Cercidiphyllum» leaves from Paleogene of North Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 1981. Vol. 19, N 4. P. 451—484.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 X 1989.

УДК 582.262.3

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Л. А. Рундина

ДЕЙСТВИТЕЛЬНОЕ ОБНАРОДОВАНИЕ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SPIROGYRA (CHLOROPHYTA, ZYGNEMATALES)* ИЗ ШВЕЦИИ И ПОЛЬШИ

L. A. RUNDINA. THE VALID PUBLICATION OF THE TWO SPECIES OF THE GENUS *SPIROGYRA (CHLOROPHYTA, ZYGNEMATALES)* FROM SWEDEN AND POLAND

Латинские диагнозы *Spirogyra alsiophila* и *S. czubinskii*, отсутствующие при первоописании, дополнены диагнозами на русском языке и критическими примечаниями.

1. **Spirogyra alsiophila Skuja ex Rund. sp. nov.** — *S. inflata* (Vauch.) Kütz. var *alsiophila* Skuja,.1964, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal., Ser. 4, 18, 3 : 173—174, Taf. 29, Fig. 6—8, nom. invalid., sine descr. lat. — *S. alsiophila* Skuja, 1964, l. c.: 174, nom. provis.

Cellulae vegetativae 19—21 mkm latae, ad 15 plo longiores quom latae, dissepimentis plicatus. Chloroplastus unicus. Conjugatio scalariformis. Tubus conjugationis a cellulis ambabus, dante dominante. Cellulae recipientes ubique valde inflatae, 28—40 mkm latae. Cellulae sterilis filamenti fertilis haud inflatae. Zygosporae ellipsoideae, cylindrico-ellipsoideae and protracto-ovatas, funibus subrotundalis vel aculatis, 26—36 mkm latae, 60—92 mkm longae. Exosporium tenue, hyalinum, leve. Mesosporium crassum, pallidum, griseolo-brunneum vix sepiaceum, punctulatum (irregulariter minute aspersum vel minute porosum), sub lente debili leve, videtur. Endosporium tenue, hyalinum, leve.

Habitatio. Suecia (Laplandia Suecica), in viciniis opp. Abisco, Kårsavaggejåkk. In torrente frigido a glacie fluente, in scaturigine inter caespitulos muscosos gossypii ad instar unacum *Zygnemate melanosporo* Lagerh. et *Mougeotia* sp. necnon *Zygnemate* sp. statu sterili. Conjugatio ne copiosa.

Typus: Skuja, 1964, l. c.: Taf. 29, Fig. 7. Prof. H. Skuja 30 VIII 1948 leg. In algotheca Universitatis Upsaliensis (Uppsala) conservatur (ex hypothesi).

Affinitas. Species *Spirogyra inflatae* (Vauch.) Kütz. simillima, cuius varietas putabatur et primum descripta est, sed ab ea mesosporio sculpturato bene distinguitur; hac nota *S. kuusamoënsem* Hirn et S. fritschianam Czurda in mentem revocat et praeterea *S. czubinskii* Kadł. ex Rund. similis est sed a posteriore mesosporio aliter sculpturato differt.

Вегетативные клетки 19—21 мкм шир., по длине до 15 раз больше. Поперечные стенки складчатые. Хлоропласт 1. Конъюгация лестничная. Конъюгационный канал от обеих клеток с преобладанием отдающей клетки. Воспринимающие клетки значительно вздутые со всех сторон, 28—40 мкм шир. Клетки, лишенные конъюгационной пары, не вздутые. Зигоспоры эллипсоидные, цилиндрически-эллипсоидные до вытянуто-яйцевидных, со слегка закругленными или заостренными концами, 26—36 мкм шир., 60—92 мкм дл. Экзоспорий тонкий, бесцветный, гладкий. Мезоспорий толстый, светлый серовато-коричневый с оттенком сепии, мелкоточечный (неправильно мелкокрапчатый или мелкопористый), при небольшом увеличении кажущийся гладким. Эндоспорий тонкий, бесцветный, гладкий.

Швеция (Шведская Лапландия), окрестности г. Абиску. В холодном потоке с ледников, в роднике между дернинками мха, в виде ватного скопления, совместно с *Zygnema melanosporum* Lagerh. и другими видами *Zygnema* и *Mougeotia* в стерильном состоянии. Обильная конъюгация.

Тип: Skuja, 1964, l. c.: Taf. 29, Fig. 7. Собрал проф. H. Skuja 30 VIII 1948. Проба хранится (предположительно) в альготеке университета г. Уппсала, Швеция.

В своей монографии H. Skuja (1964 : 173—174) описывает изобильно конъюгирующую спирогиру, морфологически близкую *Spirogyra inflata* (Vauch.) Kütz. Skuja называет новую разновидность этого вида, не давая, к сожалению, латинского диагноза, «var. *alsiophila*» с указанием на единственное существенное отличие от *S. inflata* — наличие скульптурированного мезоспория. Skuja, однако, предоставляет возможность признания нового вида (*S. alsiophila*) тому исследователю, который придает в таксономии решающее значение одному признаку. Вовсе не абсолютизируя строение мезоспория в качестве таксономического признака, а принимая его в комплексе прочих (вегетативных и генеративных) признаков, мы считаем, что это хороший четкий, возможно, самый важный признак для разграничения именно видов, а никак не внутривидовых таксонов. Практическая трудность разграничения *S. inflata* и *S. alsiophila* заключается в том, что точечность (пористость, ямчатость) мезоспория у *S. alsiophila* столь мелкая, что хорошо видна только на оптическом срезе мезоспория (при повороте микровинта, с краю зигоспоры) при сильном увеличении микроскопа. Так видел и писал об этом Skuja. Но на его прекрасных оригинальных рисунках в той же монографии очень трудно отличить просто отточку при объемном изображении прорастающей зигоспоры *S. inflata* (Taf. 29, Fig. 2) от мелкой точечности мезоспория у *S. alsiophila* (Taf. 29, Fig. 6—8). Skuja отмечает также различие в цвете мезоспория: у *S. inflata* цвет желто-коричневый, у исследуемой водоросли — светлый серовато-коричневый. На наш взгляд, это несущественное отличие.

По ширине вегатативных клеток и мелкой точечности мезоспория *S. alsiophila* сближается с *S. kuusamoënsis* Hirn, *S. fritschiana* Czurda и *S. gaterslebensis* Rieth. Однако, в отличие от *S. alsiophila*, у этих видов имеется наряду с лестничной и боковая конъюгация, веретеновидное и, как правило, сильное вздутие воспринимающих клеток и некоторые, хотя и незначительные, отличия в деталях строения мезоспория. *S. alsiophila* сходна с *S. discreta* Trans., но в отличие от нее имеет несколько иную структуру и цвет мезоспория. Поразительное сходство по всем признакам, кроме строения мезоспория, *S. alsiophila* обнаруживает с *S. czubinskii* Kadł. ex Rund.

2. *Spirogyra czubinskii* Kadł. ex Rund. sp. nov. — *S. czubinskii* Kadłubowska 1972, in Fl. słodkowodna Polski, 12A:413, rys. 1594, nom. invalid., sine descr. lat.; idem, 1984, in Süsswasserfl. Mitteleuropa, 16:466, Fig. 727, nom. invalid., sine descr. lat.

Cellulae vegetativae 19—21 mkm latae, dissepimentis plicatis. Chloroplastus unicus. Conjugatio scalariformis. Tubus conjugationis a cellulis ambabus, dante dominante. Cellulae recipientes inflatae (ad 60 %). Cellulae sterilis filamenti fertilis haud inflatae, interdum spiraliter contortae. Zygosporae ellipsoideae, 31—34 mkm latae, 74—91 mkm longae. Exosporium tenue, hyalinum, leve. Mesosporium reticulatum (incrassationibus, rete continuum formantibus).

Habitatio. Polonia, Łódz, in stagno parvo.

Typus: Kadłubowska, 1972, ł. c.: rys. 1594, Czubinsky leg. (ex hypothesi). Tempore ignoto. In algotheca Universitatis Lodzensis (Łódź) conservatur (ex hypothesi).

Affinitas. Species *S. unduliseptae* Randh. et *S. tandae* Randh. Indiae Borealis incolis affinis est; a quibus cellulis recipientibus aliter inflatis et zygosporis majoribus distinguitur, quibus notis necnon aliis *S. dentireticulatam* Jao in mentem revocat, sed mesosporio reticulato (non dentato-reticulato) ab ea differt; hac nota igitur a *S. alsiophila* Skuja ex Rund. mesosporium punctulatum praebente distat.

Вегетативные клетки 19—21 мкм шир. Поперечные стенки складчатые. Хлоропласт 1. Конъюгация лестничная. Конъюгационный канал от обеих клеток, часто с преобладанием отдающей клетки. Воспринимающие клетки вздутые вокруг зигоспоры (до 60 %). Клетки, лишенные конъюгационной пары, не вздутые. Зигоспоры эллипсоидные, 31—34 мкм шир., 74—91 мкм дл. Экзоспорий тонкий, бесцветный, гладкий. Мезоспорий сетчатый (с утолщениями, сомкнутыми в сеть).

Польша: г. Лодзь, в небольшом пруду.

Тип: Kadlubowska, 1972, l. c.: rys. 1594. Собрал Чубиньский (предположительно). Дата сбора неизвестна. Проба хранится в Отделе альгологии Лодзинского университета (г. Лодзь) (предположительно).

Самыми близкими видами являются *S. undulisepta* Randh. и *S. tandae* Randh. (обе из Сев. Индии). Отличаются от *S. czubinskii* чуть меньшей шириной вегетативных клеток и зигоспор, а также веретеновидной формой вздутия воспринимающих клеток. По мнению автора первых двух видов (Randhawa, 1938), оболочка зигоспоры у *S. undulisepta, S. tandae* состоит только из экзо- и мезоспория. J. Kadłubowska (1972, 1984) тоже не дает никаких сведений о эндоспории *S. czubinskii*. По многим признакам, в том числе и вышеупомянутым, *S. czubinskii* сходна с *S. dentireticulata* Jao, однако мезоспорий у последней зубчато-сетчатый. Только сетчатым мезоспорием отличается *S. czubinskii* от *S. alsiophila* Skuja ex Rund., у которой мезоспорий мелкоточечный.

В первом описании этого вида (Kadłubowska, 1972:413, rys. 1594) мезоспорий охарактеризован как правильно-сетчатый в отличие от неправильно-сетчатого во втором описании, в остальном идентичном первому (idem, 1984:466, Fig. 725). Детали строения мезоспория, весьма существенные для разъяснения этого вопроса, не изображены на авторском рисунке. Цвет мезоспория неизвестен. Нет сведений об эндоспории.

В первом описании говорится о спиральной закрученности нитей, а неоднократно и клеток. Во втором описании спиральная закрученность указывается только для клеток в фертильной нити, лишенных конъюгационной пары. По нашему мнению, закрученность отдельных клеток сомнительна, в то время как спиральная закрученность нитей в период конъюгации — обычное явление для нитчатых конъюгат вообще и для зигнемовых в частности.

Представляет интерес лестничная конъюгация между клетками одной изогнутой нити. К сожалению, этот примечательный факт, сообщенный только в первом описании, тоже не подтвержден изображением.

Выражаю сердечную благодарность С. К. Черепанову за ценные советы и неизменную благожелательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Kadłubowska J. Z. Chlorophyta V. Conjugales: Zygnemaceae // Flora słodkowodna Polski. T. 12A. Kraków, 1972. 431 s. — *Kadłubowska J. Z. Chlorophyta* VIII. *Conjugatophyceae* I: *Zygnemales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1984. Bd 16. 532 s. — *Randhawa M. S.* Observations on some *Zygnemales* from Northern India, I, II // Proc. Indian Acad. Sci. 1938. Sect. B. Vol. 8, N 3—4. P. 336—366. — *Skuja H.* Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisco in Schwedisch-Lappland // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1964. Ser. 4. Vol. 18, N 3. 465 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IV 1990.

УДК 582.542.1.(597)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Нгуен То Куен

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *PHYLLOSTACHYS* (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYEN TO QUYEN. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *PHYLLOSTACHYS* (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) FROM VIETNAM

В качестве новых для науки описываются 4 вида бамбуков (*Poaceae, Bambusoideae*) Вьетнама из рода *Phyllostachys: P. baccanensis, P. balansae, P. caobangensis, P. vietbacensis.*

Phyllostachys baccanensis Nguyen sp. nov. —Culmi ca. 15 m alt. et 5 cm in diam., vulgo cum ramis 2 in nodis. Vaginae foliorum caulinorum squamiformium subtriangulares, tenuiter coriaceae, 12—14 cm lg. et 7—8 cm lt., dorso rigide pilosae, atro-maculatae, margine dense ciliatae, apice auriculis marginibus longe setosis; ligulae ca. 1.5 mm lg., apice longe (10—15 mm)setosae; laminae lanceolatae, 2.5—3 cm lg. et 0.5—0.7 cm lt. Folia evoluta vulgo in ramulis in numero 5 posita; vaginae 3—4.5 cm lg., chartaceae, pilosae, marginibus ciliatae, apice obsolete auriculatae, auriculis longe setosis; laminae anguste lanceolatae, 9—10 cm lg. et 9—10 mm lt., subtus pilosae, nervis lateralibus 4—5 jugis; ligulae 1—1.5 mm lg., membranaceae, longe ciliatae; petioli 2.5—3.5 mm lg., pilosi. Inflorescentia communis foliosa; spiculae vulgo biflorae, sed solum flos inferior elolutus fertilis; gluma anguste lanceolata, 15—17 mm lg., pilosa, nervis 7—9 obsoletis; lemmata anguste lanceolata, 22—23 mm lg. et 4—5 mm lt., tenuiter coriaceae, nervis 13—15 obsoletis, dorso (praesertim in parte superiore) dense et rigide pilosa; paleae 20—21 mm lg., secus carinas pilosae; lodiculae 3, duae 3—6 mm lg. et tertia 1—2 mm lg. Caryopsis 7—8 mm lg. et 1.5 mm crassa, cylindrica, apice longe appendiculata.

Typus: Vietnam, in statione experimentali Instituti Silvani Vietbac, Hau, 7 VI 1974 (HNF).

Affinitas. A specie proxima — *P. nigra* (Lodd.) Munro glumis 15—17 mm lg. 7—9 nerviis, lemmatis 22—23 mm lg. 13—15 nerviis et caryopsidibus cylindricis differt.

Стебли около 15 м выс. и 5 см в диам., обычно с 2 ветвями в узлах. Влагалища стеблевых чешуевидных листьев почти треугольные, тонкокожистые, 12—14 см дл. и 7—8 см дл., на спинке жестковолосистые, чернопятнистые, по краю густо реснитчатые, на верхушке с ушками, по краям длиннощетинистыми; язычки около 1.5 мм дл., на верхушке длиннощетинистые (10—15 мм дл.); пластинки ланцетные, 2.5—3 см дл. и 0.5—0.7 см шир. Развитые листья обычно расположены по 5 на веточках; влагалища их 3—4.5 см дл., бумажистые, волосистые, по краям реснитчатые, на верхушке с неясными длиннощетинистыми ушками; пластинки узколанцетные, 9—10 см дл. и 9—10 мм шир., снизу волосистые, с 4—5 парами боковых жилок; язычки 1—1.5 мм дл., перепончатые, длинно-реснитчатые; черешки 2.5—3.5 мм дл., волосистые. Общие соцветия облиственные; колоски обычно двуцветковые, но только нижний цветок развитый и фертильный; колосковая чешуя одна, узколанцетная, 15—17 мм дл., волосистая, с 7—9 неясными жилками; нижние цветковые чешуи узколанцетные, 22—23 мм дл. и 4—5 мм шир., тонкокожистые, с 13—15 неясными жилками, на спинке (преимущественно в верхней части) густо- и жестковолосистые; верхние цветковые чешуи 20—21 мм дл., вдоль килей волосистые; лодикулы 3, две 3—6 мм дл. и третья 1—2 мм дл. Зерновки 7—8 мм дл. и 1.5 мм толщины, цилиндрические, на верхушке с длинным придатком.

Тип: Вьетнам, на экспериментальной станции Лесного института Вьетбак, Хау, 7 VI 1974 (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида — *P. nigra* (Lodd.) Munro отличается колосковыми чешуями 15—17 мм дл. с 7—9 жилками, нижними цветковыми чешуями 22—23 мм дл. с 13—15 жилками и цилиндрическими семянками.

Phyllostachys balansae Nguyen sp. nov. — *P. bambusoides* Sieb. et Zucc. var. *uniflora* Balansa, 1890, in Morot, Journ. Bot. (Paris) 4 : 27, nom. nud. — Culmi ca. 1.5 m alt., lignosi, in nodis ramis 2 inaequalibus. Vaginae foliorum evolutorum 20—25 mm lg., striatae, in parte superiore et marginibus pilosae, apice auriculatae, auriculis longe (5—7 mm lg.) setosis; laminae anguste lanceolatae, 3—4 mm lg. et 4—6 mm lt., pilosae, nervis lateralibus 3 jugis; ligulae membranaceae, ca 1 mm lg., apice pilosae; petioli 1—1.5 mm lg., pilosi. Inflorescentia communis diffuse paniculata; spiculae uniflorae; glumae desunt; lemma anguste lanceolatum, 2.2—2.5 cm lg. et 2.5—3 mm lt., tenuiter coriaceum, glabrum, sed in parte superiore breviter pilosum, 7 nervium; palea bicarinata, apice breviter pilosa; callus glaber; germen ca. 6 mm lg.

Typus: Vietnam, prov. Hanoi, in cultis prope pagodam, locus lapidosus, V 1886, N 1579, Balansa (LE).

Affinitas. A specie proxima — *P. pubescenti* Mazel ex Houz. foliorum laminis 3—4 cm lg., nervis 3 jugis, glumarum absentia et lemmatis 7 nerviis differt.

Стебли около 1.5 м выс., одревесневающие, с 2 неравными веточками в узлах. Влагалища развитых листьев 20—25 мм дл., полосатые, в верхней части и по краям волосистые, на верхушке с длиннощетинистыми (щетинки 5—7 мм дл.) ушками; пластинки узколанцетные, 3—4 см дл. и 4—6 мм шир., волосистые, с 3 парами боковых жилок; язычки перепончатые, около 1 мм дл., на верхушке волосистые; черешки 1—1.5 мм дл., волосистые. Общее соцветие раскидисто-метельчатое; колоски одноцветковые; колосковые чешуи отсутствуют; нижняя цветковая чешуя узколанцетная, 2.2—2.5 см дл. и 2.5—3 мм шир., тонкокожистая, голая, но в верхней части коротковолосистая, с 7 жилками; верхняя цветковая чешуя с 2 килями, на верхушке коротковолосистая; каллус голый; завязь около 6 мм дл.

Тип: Вьетнам, пров. Ханой, в культуре близ пагоды, каменистое место, V 1886, № 1579, Баланса (LE).

Родство. От наиболее близкого вида — *P. pubescens* .Mazel ex Houz. — отличается листовыми пластинками 3—4 см дл., с 3 парами жилок, отсутствием колосковых чешуй и нижними цветковыми чешуями с 7 жилками.

Phyllostachys caobangensis Nguyen sp. nov. — Culmi 8—9 m alt. et 5—6 cm in diam., in nodis ramis 2 inaequalibus. Folia evoluta in ramulis in numero 4—6 posita; vaginae 4—5.5 cm lg., subcoriaceae, pilosae apice auriculatae, auriculis longe setosis (setis 7—8 mm lg.); ligulae truncatae, 2—2.2 mm lg., longe setosae, setis 4—5 mm lg.; laminae lanceolatae, 14—17 cm lg. et 22—26 mm lt., subtus pilosae, nervis lateralibus 7—8 jugis; petioli 3—4 mm lg., pilosi. Inflorescentia communis foliosa paniculata; spiculae 20—22 mm lg.; gluma una, 15—17 mm lg.; lemmata 18—20 mm lg., rigide pilosa, nervis 13—15; paleae paulo bicarinatae; lodiculae 3; flos alter sterilis, pilose pedicellatus.

Typus: Vietnam, planta culta in statione experimentali Instituti Silvani Vietbac, 29 VII 1974 (HNF).

Affinitas. A specie proxima — *P. primotina* Wen ligulis foliorum evolutorum truncatis 2—2.2 mm lg., apice setis 4—5 mm lg praeditis et laminarum nervis lateralibus 7—8 jugis differt.

Стебли 8—9 м выс. и 5—6 см в диам., в узлах с 2 неравными ветвями. Развитые листья в числе 4—6 на веточках; влагалища 4—5.5 см дл., почти кожистые, волосистые, на верхушке с длиннощетинистыми (щетинки 7—8 мм дл.) ушками; язычки обрубленные, 2—2.2 мм дл., длиннощетинистые, со щетинками 4—5 мм дл.; пластинки ланцетные, 14—17 см дл. и 22—26 мм шир., снизу волосистые, с боковыми жилками в числе 7—8 пар; черешки 3—4 мм дл., волосистые. Общее соцветие облиственно-метельчатое; колоски 20—22 мм дл.; колосковая чешуя 1, 15—17 мм дл.; нижние цветковые чешуи 18—20 мм дл., жестковолосистые, с 13—15 жилками; верхние цветковые чешуи с 2 слабыми килями; лодикулы 3; второй цветок стерильный, на волосистой ножке.

Тип: Вьетнам, растение, культивируемое на экспериментальной станции Лесного института Вьетбак, 29 VII 1974 (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида — *P. primotina* Wen — отличается язычками развитых листьев обрубленными, 2—2.2 мм дл., на верхушке со щетинками 4—5 мм дл. и боковыми жилками листовых пластинок в числе 7—8 пар.

Phyllostachys vietbacensis Nguyen sp. nov. — Culmi ca. 8 m alt. et 5 cm in diam., flavescentes, glabri, in nodis ramis 2 inaequalibus et ramulis parvis 1—2. Folia evoluta vulgo in numero 4—6 in ramulis; vaginae 20—25 mm lg., flavescenti-fuscae, chartaceae, striatae, in parte superiore et marginibus pilosae, apice auriculatae, auriculis margine setis 6—8 mm lg. praeditis; laminae lanceolatae, 6—9 cm lg. et 10—14 mm lt., pilosae, in stato juvenili argenteo-virides, reticulatim nervosae, nervis lateralibus 4—5 jugis; ligulae truncatae, ca. 1 mm lg., membranaceae, apice breviter pilosae; petioli ca. 1,5 mm lg., pilosi. Flores ignoti.

Typus: Vietnam, planta culta in statione experimentali Instituti Silvani Vietbac, X 1966, SDK 01095 (HNF).

Affinitas. A specie proxima — *P. robustiramea* S. Y. Chen et C. Y. Yao foliorum evolutorum vaginis apice auriculatis, laminarum nervis lateralibus 4—5 jugis et ligulis ca. 1 mm lg. membranaceis apice pilosis differt.

Стебли около 8 м выс. и 5 см в диам., желтоватые, голые, в узлах с 2 неравными ветвями и 1—2 мелкими веточками. Развитые листья обычно в числе 4—6 на веточках; влагалища их 20—25 мм дл., желтовато-бурые, бумажистые, полосатые, в верхней части и по краям волосистые, на верхушке с щетинистыми (щетинки 6—8 мм дл. ушками; пластинки ланцетные, 6—9 см дл. и 10—14 мм шир., волосистые, в молодом состоянии серебристо-зеленые, с сетчатым жилкованием, с 4—5 парами боковых жилок; язычки обрубленные, около 1 мм дл., перепончатые, на верхушке коротковолосистые; черешки около 1.5 мм дл., волосистые. Цветки неизвестны.

Тип: Вьетнам,. растение, культивируемое на экспериментальной станции Лесного института Вьетбак, X 1966, SDK 01095 (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида — *P. robustiramea* S. Y. Chen et C. Y. Yao — отличается влагалищами развитых листьев на верхушке с ушками, пластинками с 4—5 парами боковых жилок и язычками около 1 мм дл., перепончатыми, на верхушке волосистыми.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VII 1990.

УДК 582.594.2(597)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

Л. В. Аверьянов, Ву Нгок Лонг

РОД *ERIA* ВО ВЬЕТНАМЕ. СЕКЦИИ *HYMENARIA, SECUNDAE, CYLINDROLOBUS* И *CONCHIDIUM*

L. V. AVERYANOV, VU NGOK LONG. THE GENUS *ERIA* IN VIETNAM. SESTIONS *HYMENARIA, SECUNDAE, CYLINDROLOBUS* AND *CONCHIDIUM*

Приводим заключительную часть обзора рода *Eria* флоры СРВ. Составлены ключи для определения видов, относящихся к последним 4 секциям рода, представленным во Вьетнаме. Для всех таксонов приведена синонимика, указывается тип и распространение.

В этой работе мы завершаем обзор рода *Eria* Lindl. (Аверьянов, Ву Нгок Лонг, 1990) в пределах флоры Вьетнама. Рассматриваемые здесь эволюционно относительно более продвинутые секции рода объединяют 19 видов. Как и ранее, для каждого таксона нами приведены краткая синонимика с цитированием наиболее важных монографий и сведения об опубликованных изображениях, указывается номенклатурный тип, объем (для секций) и распространение во Вьетнаме и за его пределами. Взаимное положение таксонов в нашей системе приблизительно отражает степень их специализации.

Sect. 9. *Hymenaria* Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 52; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 269. — Sect. *Myristicaria* Pfitz. 1888, Nat. Pflanzenf. : 176.

Lectotypus: *Eria bractescens* Lindl.

≈100 видов. Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. Во Вьетнаме 7 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *HYMENARIA* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Цветоножка и завязь голые или опушены одиночными рассеянными волосками . . . . 2.
— Цветоножка и завязь покрыты густым плотным войлочным опушением . . 5.
2. Соцветие многоцветковое с 8—20 цветками . . . . 3.
— В соцветии обычно 2—6 цветков . . . . 4.
3. Губа 6—7 мм дл., отчетливо короче срединного листочка наружного круга околоцветника, средняя ее доля на верхушке заостренная; цветение приходится на август—сентябрь . . . . 2. *E. sutepensis* Rolfe.
— Губа около 7—9 мм дл., равна или длиннее срединного листочка наружного круга околоцветника, средняя ее доля на верхушке выемчатая; цветение приходится на февраль—апрель . . . . 5. *E. bractescens* Lindl.

4. Псевдобульбы 2—4 см выс.; цветоножка вместе с завязью 15—20 мм дл. . . . . 4. *E. acervata* Lindl.

— Псевдобульбы 4—6 см выс.; цветоножка вместе с завязью 3—4 мм дл. . . . . 3. *E. simondii* Gagnep.

5. Листочки наружного круга околоцветника снаружи покрыты густым войлочным опушением; средняя доля губы вытянутая, длина ее больше своей ширины . . . . 6.

— Листочки наружного круга околоцветника снаружи голые или изредка лишь в основании с одиночными рассеянными волосками; средняя доля губы широкая, ее длина меньше своей ширины . . . . 1. *E. amica* Reichenb. f.

6. Листья кожистые, тонкие, без каймы по краю; опушение завязи и листочков наружного круга околоцветника желтовато-белое или серое, серебристое; боковые доли губы на верхушке заостренные; в основании губы имеется три продольных валикообразных киля; соцветие поникающее; листочки околоцветника одноцветные, желтовато-белые . . . . 6. *E. eriopsidobulbon* Par. et Reichenb. f.

— Листья утолщенные, с тонкой пурпурной каймой по краю; опушение завязи и листочков околоцветника буровато-ржавое, коричневое; боковые доли губы на верхушке ширококруглые; поверхность основания губы ровная, без килей; соцветие большей частью прямостоячее; листочки околоцветника (кроме губы) беловатые, с 1—3 пурпурными полосками . . . . 7. *E. obscura* Aver.

1. *E. amica* Reichenb. f. 1874, Xenia Orch. 2 : 162, tab. 168, 3, 6—9; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 800; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 308; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam: 56; id. 1982, Opera Bot. 62 : 115; Liu et Su, 1978, Fl. Taiwan 5 : 981; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 727. — *E. confusa* Hook. f. 1889, Icon. Pl. tab. 1850; id. 1890, l. c.: 796; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 350; Guillaum. 1954, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 26, 4 : 538; id. 1959, ibid. 2 s. 31, 3 : 271; id, 1961, ibid. 2 s. 33, 3 : 333; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1064; Ban et Huyen, 1984, Fl. Tayngnyen. Enum.: 200. — *E. andersonii* Hook. f. 1890, l. c.: 795. — *Pinalia amica* (Reichenb. f.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *P. confusa* (Hook. f.) Kuntze, 1891, l. c.: 679. — *Eria hypomelana* Hayata, 1914, Icon. Pl. Formos. 4 : 54.

Icon.: Reichenb. f. 1874, l. c. tab. 168, 3, 6—9; Hook. f. 1889, l. c. tab. 1850 (sub *Eria confusa*); id. 1891, Icon. Pl. tab. 2069 (sub *Eria andersonii*); King et Pantl. 1898, Ann. Bot. Gard. (Calcutta) 8, Pl. 169 (sub *Eria confusa*); Hayata, 1914, l. c.: 54, fig. 22 (sub *Eria hypomelana*); Summerhayes, 1936, Bot. Mag. tab. 9453; Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 310, fig. 231; Phamh. 1972, l. c.: 1064, tab. 5161 (sub *Eria confusa*); Liu et Su, 1978, l. c.: 982, fig. 1589; Seidenf. 1982, l. c.: 119, fig. 71 : 156, tab. 8d.

Loc. class.: Сев.-Вост. Индия («. . .Assam . . .»). Typus — W?

Распространение. Вьетнам: Ha Tuyen (Pho Cao), Vinh Phu (Tam Dao), Lam Dong (Dalat). Сев.-Вост. Индия, Непал, Бутан, Южн. Китай, Тайвань, Бирма, Таиланд, Лаос.

2. *E. sutepensis* Rolfe ex Downie, 1925, Kew Bull. 1925 : 376; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 353; Guillaum. 1955, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 27, 3 : 232; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1068; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 110; Ban et Huyen, 1984, Fl. Tayngnyen. Enum.: 201. — *E. pubescens* auct. non Steud., nec Wight: Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 310; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam: 60.

Icon.: Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 311, fig. 232, tab. 13, fig. 3180 (sub *Eria pubescens*); Phamh. 1972, l. c.: 1068, tab. 5173; Seidenf. 1982, l. c.: 110, fig. 64, : 156, tab. 8b.

Loc. class.: Таиланд («. . . Siam . . . Doi Sutep, 900 m, on damp rocks in evergreen jungle»). Syntypi (August 4 th, July 28 th, Kerr 257, 311») — K, P.

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Dalat). Бирма, Таиланд, Лаос.

3. *E. simondii* Gagnep. 1950, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s, 22, 4 : 503; id. 1951, Not. Syst. (Paris) 14, 2 : 121; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 61.

Loc. class.: Сев. Вьетнам («Tonkin: •region de Lao-kay»). Typus («aquarelle N 139 Dr. Simond») — P?

Распространение. Вьетнам: Hoang Lien Son (Lao-kay).

Вид известен только по голотипу.

4. *E. acervata* Lindl. 1851, Journ. Hort. Soc. London 6 : 57; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 796; Gagnep. 1951, Not. Syst. (Paris) 14, 2 : 120; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 308; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 56; id. 1982, Opera Bot. 62 : 106; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 727. — *Dendrobium seriatum* Wall. ex Hook. f. 1890, l. c.: 796, nom. nud. — *Pinalia acervata* (Lindl.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *Eria poilanei* Gagnep. 1930, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 2, 3 : 310; id. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 355; Guillaum. 1957, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 29, 4 : 347; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1068; Seidenf. 1975, l. c.: 60; Ban et Huyen,, 1984, Fl. Taynguyen. Enum.: 201.

Icon.; Hook. f. 1889, Icon. Pl. tab. 1849; King et Pantl. 1898, Ann. Bot. Gard. (Calcutta) 8, tab. 170; Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 309, fig. 230; Phamh. 1972, l. c.: 1068, tab. 5174 (sub *Eria poilanei*); Seidenf. 1982, l. c.: 107, fig. 61, : 155, tab. 7d.

Loc. class.: Сев.-Вост. Индия («Presented by . . . Directors of the East India Company. . .»). Typus — K?

Распространение. Вьетнам: Vinh Phu (Tam Dao), Lam Dong (Don Duong; Piste de Fyan, Dalat). Сев.-Вост. Индия, Южн. Китай, Бирма, Таиланд, Лаос, Камбоджа.

5. *E. bractescens* Lindl. 1841, Bot. Reg. 27 Misc. 46; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 796; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 354; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 305; Holttum, 1964, Fl. Mal. 1 : 388; Backer et Bakhuizen, 1968, Fl. Java 3 : 343; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam: 56; id. 1982, Opera Bot. 62 : 111. — *E. dillwynii* Hook. 1845, Bot. Mag. tab. 4163. — *E. pulchella* Griff. 1851, Not. Pl. Asiat. 3 : 297, non Lindl., 1841. — *E. littoralis* Teijsm. et Binnend. 1862, Natuurk Tijdschr. Nederl. Ind. 24 : 312. — *E. griffithii* Reichenb. f. 1870, Xenia Orch. 2 : 163; Hook. f. 1890, l. c.: 797. — *Pinalia bractescens* (Lindl.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *P. pulchella* (Griff.) Kuntze, 1891, l. c.: 679. — *Dendrobium subterrestre* Gagnep. 1930, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 2, 1 : 239; id. 1932, Fl. Gen. Indochine 6, 2 : 235; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 51.

Icon.: Lindl. 1844, Bot. Reg. 30, tab. 29; Hook. 1845, l. c. tab. 4163 (sub *Eria dillwynii*); King et Pantl. 1898, Ann Bot. Gard. (Calcutta) 8, tab. 166; Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 306, fig. 228; Holttum, 1964, l. c.: 389, fig. 115; Seidenf. 1982, l. c.: 112, fig. 65.

Loc. class.: Сингапур («A Singapore orchidaceous plant. . .»). Typus («Loddiges 214») — K?

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Dalat), Tay Ninh (Pagode de Bason). Сев.-Вост. Индия, Непал, Бирма, Таиланд, Лаос, Камбоджа, п-ов Малакка, Индонезия, Филиппины.

6. *E. eriopsidobulbon* Par. et Reichenb. f. 1874, Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 30, 1 : 148; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 796; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 113; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 728; Aver. et Long. 1989. Bot. Journ. (Leningrad) 74, 10 : 1518. — *Pinalia eriopsidobulbon* (Par. et Reichenb. f.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *Dendrobium minutiflorum* Gagnep. 1949, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 21, 6 : 741; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. FL. Cambod. Laos Vietnam : 48 — *Eria floribundoides* Guillaum. 1956, Bull. Mus. Hist.

Nat. (Paris) 2 s. 28, 5 : 486. — *Dendrobium gagnepainii* Nawkes et Heller, 1957, Lloydia 20, 2 : 120.

Icon.: Seidenf. 1982, l. c.: 114, fig. 67.

Loc. class.: Бирма («...in the neighbourhood of Moulmein ...»). Typus («Parish 281 Herb. Reichenbach 19957») — W.

Распространение. Вьетнам: Gialai-Kontum (Nui Dai Ding, Kontum; Dakgley; Konplong, Mangcanh), Lam Dong (Dalat, Suoi Vang; Don Duong; Hauts Plateau, 1500 m; Lang biang; Laonan, Djiring). Бирма, Таиланд.

7. *E. obscura* Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 1 : 101.

Icon.: Aver. 1988, l. c.: 103, fig. 2.

Loc. class.: Южн. Вьетнам («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung»). Typus («... 15.05.1985, LX—VN N 1974») — LE.

Распространение. Вьетнам: Gialai-Kontum (Kon Ha Nung).

Sect. 10. *Secundae* Leavitt, 1909, Philipp. Journ. Sci. (Bot.) 4, 3 : 217; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 80—83.

Typus: *Eria stricta* Lindl.

5—6 видов. Континентальная тропическая Азия. Во Вьетнаме 2 вида.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *SECUNDAE* LEAVITT ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Псевдобульбы 4—8 см выс.; ось соцветия, цветоножка и завязь несут буровато-ржавое, коричневое, войлочное опушение; цветки в соцветии смотрят в разные стороны; боковые листочки наружного круга околоцветника около 3 мм дл. . . . . 1. *E. cochinchinensis* Gagnep.

— Псевдобульбы до 15 см выс.; ось соцветия, цветоножка и завязь несут белое или сероватое, серебристое, войлочное опушение; цветки в соцветии собраны в однобокую кисть; боковые листочки наружного круга околоцветника 1.5—2 мм дл. . . . . 2. *E. siamensis* Schlechter.

1. *E. cochinchinensis* Gagnep. 1930, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 2, 3 : 304; id. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 362; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 57.

Loc. class.: Южн. Вьетнам («Cochinchine: Cai-cong ... Trian, prov. Bienhoa»). Typus («N 365 (A. Regnier); N 1339 (Pierre).») — P?

Распространение. Вьетнам: Dong Nai (Trian), Ho Chi Minh (Cai-cong).

2. *E. siamensis* Schlechter, 1906, Feddes Repert. 2 : 133; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 348; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 80; Ban et Huyen, 1984, Fl. Tayngyuen. Enum.: 201; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 728; Aver. et Long, 1989, Bot. Journ. (Leningrad) 74, 10 : 1518. — *E. stricta* auct. non Lindl.: Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 791 p. p.; Gagnep. 1933, l. c.: 349; Guillaum. 1954, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 26, 6 : 692; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 297; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1066; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 61; Ban et Huyen, 1984, l. c.: 201.

Icon.: Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 298, fig. 224 (sub *Eria stricta*); Phamh, 1972, l. c.: 1066, tab. 5168 (sub *Eria stricta*); Seidenf. 1982, l. c.: 81, fig. 42, : 153, tab. 5a.

Loc. class.: Таиланд («Siam: Auf Bäumen in dem Gipfelurwald des Doi Sutep, c. 1680 m ü. M. ...»). Typus («Hosseus 426») — K, P.

Распространение. Вьетнам: Hoang Lien Son (Sapa), Ha Noi (Bavi), Lam Dong (Braian; Dalat; Dalat, Suoi Vang; Dalat Vung; Dankia; Langbian). Таиланд.

Sect. 11. *Cylindrolobus* (Blume) Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 58; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 86. — Gen. *Cylindrolobus* Blume, 1828, Fl. Jav. Praef. 6. — Gen. *Ceratium* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 46; id. 1825, ibid. 7 : 342, non Schrank, 1793, nec Albertini et Schweinitz, 1805. — Subgen. *Cylindrolobus* (Blume) Blume, 1856, Mus. Bot. Lugd.-Batav. 2 : 182. — Sect. *Hymenolaena* Hook. f. 1892, Bot. Mag. tab. 7238. — Sect. *Nutantes* Ridl. 1896, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 31 : 282; id. 1896, ibid. 32 : 299.

Typus: *Eria compressa* (Blume) Blume (=*Ceratium compressum* Blume, nom. invalid.).

≈50 видов. Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. Во Вьетнаме 6 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *CYLINDROLOBUS* (BLUME) LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Обычно несколько соцветий располагаются вдоль всего стебля; цветки мелкие, срединный листочек наружного круга околоцветника 4.5—6 мм дл. . . . . 1. *E. biflora* Griff.

— Одно-два соцветия занимают на стебле терминальное или субтерминальное положение; цветки более крупные, срединный листочек наружного круга околоцветника 8—18 мм дл. . . . . 2.

2. Листочки наружного круга околоцветника снаружи войлочно-опушенные, желтые, 8—10 мм дл. . . . . 3. *E. foetida* Aver.

— Листочки наружного круга околоцветника снаружи голые или лишь в основании опушены одиночными рассеянными волосками, белые, 14—18 мм дл.. . . . . 3.

3. Средняя доля губы с плоской широкой срезанной верхушкой, очень короткая, отчетливо меньше боковых, на верхушке округлых долей; медианный киль губы в своей апикальной части иногда несет опушение . . . . 4.

— Срединная доля губы хорошо развита, по величине равна или длиннее боковых долей; медианный киль губы по всей своей длине всегда голый . . . . 2. *E. clavicaulis* Wall. ex Lindl.

4. Цветки целиком белые, губа по краю иногда розоватая; медианный киль губы в апикальной своей части несет густое опушение . . . 4. *E. truncata* Lindl.

— Цветки белые, губа ярко-желтая или зеленая; губа в апикальной части не имеет опушенных килей или утолщений . . . . 5.

5. Листья линейные или узколанцетные, 8—12 мм шир.; соцветие обычно одноцветковое; губа зеленого цвета . . . . 6. *E. carunculosa* (Gagnep.) Seidenf. ex Aver.

— Листья узколанцетные или ланцетные, 12—20 мм шир.; соцветие обычно состоит из нескольких цветков; губа ярко-желтая . . . . 5. *E. bidupense* (Gagnep.) Seidenf. ex Aver.

1. *E. biflora* Griff. 1851, Not. Pl. Asiat. 3 : 302; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 800; Gagnep. 1951, Not. Syst. (Paris) 14, 2 : 120; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 300; Holttum, 1964, Fl. Mal. 1 : 372; Backer et Bakhuizen, 1968, Fl. Java 3 : 340; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam: 56; id. 1982, Opera Bot. 62 : 90; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 727, non Lindl. 1859. — *E. choneana* Kraenzl. 1886, Bot. Jahrb. 8 : 203. — *Pinalia biflora* (Griff.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679.

Icon.: King et Pantl. 1898, Ann. Bot. Gard. (Calcutta) 8, tab. 160; J. J. Smith, 1911, Fl. Buitenzorg 6, 2, fig. 295; Holttum, 1964, l. c.: 373, fig. 108; Seidenf. 1982, l. c.: 93, fig. 51, : 153, tab. 5c.

Loc. class.: Бирма («Hab. Epiphytica in arboribus praesertim Peenma. . .»). Typus («Griffith 830») — K?

Распространение. Вьетнам: Vinh Phu (Tamdao 7—800 m), Lam Dong (Dalat, Suoi Vang). Сев.-Вост. Индия, Бирма. Таиланд, Лаос, п-ов Малакка, Суматра, Ява.

2. *E. clavicaulis* Wall. ex Lindl. 1840, Bot. Reg. 26 Misc. 200; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 799; Gagnep. 1951, Not. Syst. (Paris) 14, 2 : 120; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 57; id. 1982, Opera Bot. 62 : 93. — *E. khasiana* Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 59. — *Pinalia clavicaulis* (Wall. ex Lindl.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679.

Icon.: Hook. f. 1895, Ann. Bot. Gard. (Calcutta) 5, tab. 31; Seidenf. 1982, l. c.: 95, fig. 53, : 154, tab. 6a.

Loc. class.: Сев.-Вост. Индия? («... Indian epiphyte ...»). Typus («Wallich sine no. Herb. Lindl.») — K.

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Da-prenn et Da-poignian; Langbian). Сев.-Вост. Индия, Бирма, Таиланд.

3. *E. foetida* Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 1 : 100.

Icon.: Aver. 1988, l. c.: 102, fig. 1.

Loc. class.: Вьетнам («... Vietnam ...»). Typus («... N 15 (sp. N 4), 1981 ...») — LE.

Распространение. Вьетнам: Vinh Phu (Tam Dao).

4. *E. truncata* Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 58; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 799; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 300; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 62; id. 1982, Opera Bot. 62 : 91; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 728. — *Pinalia truncata* (Lindl.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *Eria chrysobracteata* Schlechter, 1912, Orch. 6 : 7, tab. 1; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 352; Guillaum. 1954, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 26, 6 : 691; id. 1957, ibid. 2 s. 29, 6 : 501. — *E. trilamellata* Rolfe, 1913, Kew Bull. 1913 : 141; Gagnep. 1933, l. c.: 365. — *E. dacrydium* Gagnep. 1930, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 2, 3 : 305; id. 1933, l. c.: 356; id. 1951, Not. Syst. (Paris) 14, 2 : 120; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1064; Ban et Huyen, 1984, Fl. Tayngyuen. Enum.: 200. — *Dendrobium neglectum* Gagnep. 1949, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 21, 6 : 746; id. 1956, ibid. 2 s. 28, 2 : 243; Seidenf. 1975, l. c.: 48.

Icon.: Gagnep. 1933, l. c.: 344, fig. 31, 12—15, : 357, fig. 32, 1—2 (sub *Eria dacrydium*); Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 301, fig. 225; id. 1965, ibid. 4, 2, tab. 36, fig. 5137; Phamh. 1972, l. c.: 1064, fig. 5160 (sub *Eria dacrydium*); Seidenf. 1982, l. c.: 94, fig. 52, : 153, tab. 5d.

Loc. class.: Бирма («Moulmein, on Shoung-gyen at the height of 5000 feet»). Typus («T. Lobb.») — K?

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Dalat; massif Langbian, 1400 m; Blao; Don Duong; Hauts Plateaux; entre Dankia et Dangle), N. Vietnam (Tonkin, Riviere Noire, Su-yut). Бирма, Таиланд, Лаос.

5. *E. bidupense* (Gagnep.) Seidenf. ex Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 3 : 432. — *Dendrobium bidupense* Gagnep. 1949, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 21, 6 : 738; Guillaum. 1964, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 36, 3 : 397; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam: 41. — *Tropilis bidupense* (Gagnep.) Rauschert, 1983, Feddes. Repert. 94, 7—8 : 470.

Loc. class.: Южн. Вьетнам («Annam: Massif du Bi-doup, prov. du Haut-Donnai, 2000 m alt.»). Typus («Poilane N 31066») — P?

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Bidoup; Dran).

6. *E. carunculosa* (Gagnep.) Seidenf. ex Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 3 : 432. — *Dendrobium carunculosum* Gagnep. 1949, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 21, 6 : 738; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 41. — *Tropilis caranculosa* (Gagnep.) Rauschert, 1983, Feddes Repert. 94, 7—8 : 470.

Loc. class.: Южн. Вьетнам («Annam: Bana, pres Tourane, tres abondant, 1400 m. alt.»). Typus («Poilane, N 29024») — P?

Распространение. Вьетнам: Quangnam-Danang (Bana).

Вид известен только по голотипу.

Sect. 12. *Conchidium* Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 46; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 29—37. — Gen. *Conchidium* Griff. 1851, Not.

Pl. Asiat. 3 : 321, tab. 310; Griff. ex Lindl. 1847, Veg. Kingd. : 181, nom. nud., non J. E. Smith, 1798. — Sect. *Bryobium* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 303.

Typus: *Eria pusilla* (Griff.) Lindl. (=*Conchidium pusillum* Griff.).

10—15 видов. Континентальная тропическая Азия. Во Вьетнаме 4 вида.

Наиболее гетерогенная секция, объединяющая карликовые виды, не связанные большей частью близким родством.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *CONCHIDIUM* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Колонка не имеет выроста основания; боковые листочки наружного круга околоцветника в своем основании свободные; ментум не образуется . . . . 1. *E. perpusilla* Par. et Reichenb. f.

— Вытянутое основание колонки, срастаясь с основаниями боковых листочков наружного круга околоцветника, образует отчетливый ментум . . . . 2.

2. Листья на верхушке с маленькой остью; полушаровидные псевдобульбы располагаются отстоящими друг от друга парами на длинном нитевидном корневище . . . . 2. *E. pusilla* (Griff.) Lindl.

— Листья, если имеются, на верхушке без ости; чечевицеобразные, плоские, дисковидные псевдобульбы плотно прилегают друг к другу, а не располагаются расставленными парами . . . . 3.

3. Растение во время цветения с развитыми листьями; соцветие большей частью 5—6 цветковое; поверхность псевдобульбы покрыта рубчиками, сливающимися в сплошную крупноячеистую сеть; верхушка губы по краю ровная или неясно неправильно-городчатая . . . . 3. *E. muscicola* (Lindl.) Lindl.

— Растение листьев никогда не образует; соцветие 1—2 цветковое; поверхность псевдобульбы голая, лишь по краю имеются отдельные рубчики; верхушка губы по краю короткобахромчатая . . . . 4. *E. spirodela* Aver.

1. *E. perpusilla* Par. et Reichenb. f. 1874, Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 30, 1 : 148; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 788; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 288; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 60; id. 1982, Opera Bot. 62 : 30; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 728. — *Phreatia perpusilla* (Par. et Reichenb. f.) Benth. 1883, Gen. Pl. 3 : 511; Hook. f. 1890, l. c.: 811. — *Pinalia perpusilla* (Par. et Reichenb. f.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *Eria brandisii* King et Pantl. 1897, Journ. As. Soc. Bengal. 66 : 589. — *E. microphyton* Schlechter, 1906, Feddes Repert. 2 : 170; Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine 6, 3 : 362. — *E. exilis* Schlechter ex Hosseus, 1911, Beih. Bot. Centralbl. 28, 2 : 378, nom. nud., non Hook. f. 1890. — *Gunnarorchis perpusilla* (Par. et Reichenb. f.) Brieger, 1981, in Brieger, Maatsch et Senghas, Die Orch. 3, 1 : 650.

Icon.: Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 288, fig. 216; Seidenf. 1982, l. c.: 31, fig. 11.

Loc. class.: Бирма («. . . in the neighbourhood of Moulmein. . .»). Typus — K.

Распространение. Вьетнам: Gialai-Kontum. Бирма, Таиланд, Лаос.

Вид занимает очень изолированное положение в пределах рода.

2. *E. pusilla* (Griff.) Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 48; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 787; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 30; Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 728. — *Conchidium pusillum* Griff. 1851, Not. Pl. Asiat. 3 : 321. — *Phreatia uniflora* Wight. 1852, Icon. Pl. India Orient. 5, tab. 1734. — *Conchidium sinicum* Lindl. 1855, Journ. Bot. (Hook.) 7 : 34. — *Eria sinica* (Lindl.) Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 48. — *Pinalia pusilla* (Griff.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679. — *P. sinica* (Lindl.) Kuntze, 1891, l. c.: 679.

Icon.: Griff. 1851, Icon. Pl. Asiat. 3, tab. 310 (sub *Conchidium pusillum*); Wight, 1852, l. c. tab. 1734 (sub *Phreatia uniflora*); Seidenf. 1982, m. c.: 32, fig. 12.

Loc. class.: Сев.-Вост. Индия («Hab. Cherra Ponjee in arboribus. Assam»). Typus («Herb.: 143 Oct. 13th, 1835.») — K.

Распространение. Вьетнам: Vinh Phu (Tam Dao 3; Tam Dao), Lam Dong (Bidoup, Haut Donai 2000 m). Сев.-Вост. Индия, Южн. Китай, Бирма, Таиланд.

3. *E. muscicola* (Lindl.) Lindl. 1859, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 47; Hook. f. 1890, Fl. Br. Ind. 5 : 789; Guillaum. 1953, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 25, 5 : 510; Seidenf. et Smitin. 1960, Orch. Thailand 2, 2 : 289; Phamh. 1972, Illustr. Fl. South Vietnam 2 : 1069; Seidenf. 1975, Contrib. Revis. Orch. Fl. Cambod. Laos Vietnam : 59; id. 1982, Opera Bot. 62 : 32; Lang et Tsi, 1976, Icon. Corm. Sinic. 5 : 708; Ban et Huyen, 1984, Fl. Tayngyuyen. Enum.: 200. — *Dendrobium muscicola* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 75; id. 1829, in Wall. Cat. 2017, nom. nud. — *Pinalia muscicola* (Lindl.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 679.

Icon.: King et Pantl. 1898, Ann. Bot. Gard. (Calcutta) 8, tab. 159; Seidenf. et Smitin. 1960, l. c.: 289, fig. 217; Phamh. 1972, l. c.: 1069, tab. 5177; Lang et Tsi, 1976, l. c.: 708, fig. 8246; Jayaweera, 1981, Fl. Ceylon 2 : 131, fig. 60; Seidenf. 1982, l. c.: 33, fig. 13, : 34, fig. 14, : 150, tab. 2b.

Loc. class.: Непал («Hab. in Napalia, Wallich»). Typus («Wallich, 2017») — K.

Распространение. Вьетнам: Lam Dong (Klang Yang, Dalat). Цейлон, Сев. Индия, Непал, Южн. Китай, Бирма, Таиланд, Лаос.

4. *E. spirodela* Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 1 : 101.

Icon.: Aver. 1988, l. c.: 104, fig. 3.

Loc. class.: Южн. Вьетнам («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. Konplong. Mang Den.»). Typus («... 28.05.1985. LX—VN N 2284») — LE (holo), HN, C (iso).

Распространение. Вьетнам: Gialai-Kontum (Konplong, Mang Den).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В., Ву Нгок Лонг. Род *Eria* во Вьетнаме. Секции *Bambusifoliae, Mycaranthes, Trichosma, Polyurae, Dendrolirium, Strongyleria, Pinalia* и *Urostachyae* // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1583—1593.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XI 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.51)

© 1991 г.

А. Е. Сонникова, В. Б. Куваев

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЗАПАДНОГО САЯНА

A. E. SONNIKOVA, W. B. KUVAJEV. SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE WESTERN SAYAN

В статье даны сведения о 102 видах сосудистых растений, произрастающих в Саяно-Шушенском биосферном заповеднике и являющихся новыми для Красноярского края, левобережья Западного Саяна или найденными в новых районах. Указываются экология, приуроченность к растительным поясам, распространение в интервале высот, ареалы.

Проведенное в 1978—1987 гг. инвентаризационное обследование территории Саяно-Шушенского биосферного заповедника (левобережье Западного Саяна, ЛЗС) выявило ряд видов, ранее не отмечавшихся для флоры Красноярского края, и уточнило распространение уже известных отсюда видов. В статье виды расположены по системе Энглера (злаки — по Н. Н. Цвелеву, 1976). Их можно разбить на три группы: 1) виды новые для флоры Красноярского края или его южной части (отмечены двумя звездочками); 2) виды, не указывавшиеся ранее для флористического района «Западный Саян — левобережная часть ($Л_2В_2$)» (Определитель.., 1979), к которому относится территория заповедника (отмечены звездочкой); 3) виды, для которых выявлены новые местонахождения в ЛЗС (приводятся в конце общим списком). Гербарные образцы переданы в Центрально-Сибирский ботанический сад (NS) и БИН АН СССР (LE); часть их хранится в гербарии заповедника. Фамилии коллекторов помимо авторов статьи указываются особо. Высоты даны в метрах над уровнем моря. Для Уюкского хр. мы располагаем только данными М. Н. Ломоносовой (1978), в дальнейшем приводим их без ссылок.

***Asplenium altajense* (Kom.) Grub. Правобережье Западного Саяна (ПЗС) (Ломоносова, 1978; Флора..., 1983). У нас — на затененных скалах в зеленомошных лиственничниках и каменистых степях в высотном интервале 430—700 м. Хемчикский и южные склоны Саянского хр., реки Енисей, Мадарлык, Каракем, Таловка, Колбак-Мыс.

**Selaginella borealis* (Kaulf.) Rupr. Известен из Уюкского хр.; как не частое из Приабаканских и Минусинских степей (Определитель..., 1979). В ПЗС указан для хр. Борус (Черепнин, 1957) и Уюкского хр. Нами обнаружен как редкое в лесном поясе на затененных сырых скалах в лиственничных, лиственных лесах вторичного происхождения (570—1050 м). Южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие Уры.

***S. helvetica* (L.) Spring (det. А. Е. Бобров). Встречается редко в лесном поясе на сырых затененных скалах (400—1320 м): Саянский хр., реки Енисей, Узун-Суг, Каракем. Ранее для Красноярского края не указывался.

**S. selaginoides* (L.) Link. Известен с ПЗС (Красноборов, 1976; Флора..., 1983). В ЛЗС найден в гольцовом поясе; ерниковая горная тундра в истоках р. Сарлы, 2000—2400 м.

**Potamogeton lucens* L. В ЛЗС обычное растение моренно-подпрудных озер, 1340—1850 м.

**Hierochloë glabra* Trin. Известен из южной части Приабаканских степей, главным образом из Хакасии. Самое северное местонахождение — окр. г. Канска. В ЛЗС собран однажды на песчано-галечных наносах поймы р. Голая, северный склон Саянского хр., 780 м.

**Festuca kryloviana* Reverd. Известен из Кузнецкого Алатау и Уюкского хр. В ЛЗС обычное растение гольцов в ерниковых, лишайниковых, овсяницевых каменистых горных тундрах, нивальных лужайках по всей территории заповедника, 1830—2430 м. Дважды собран в лесном поясе, 1200, 1390 м.

**Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski. Известен из Хакасских и Минусинских степей, Красноярской лесостепи; в Зап. Саяне — в Усинской степи и др. Довольно обычен на Уюкском хр. В ЛЗС встречается изредка в степном поясе по кустарниковым и злаковым степям, у пустырей по речным террасам, 500—780 м. Хемчикский и южные склоны Саянского хр., реки Енисей, Большие Уры.

***Veratrum oxysepalum* Turcz. Для Красноярского края приводится только *V. lobelianum*. Однако ряд сборов по узким, острым долям колокольчатого (а не колесовидного) околоцветника, по форме соцветия неотличим от распространенного восточнее *V. oxysepalum* (истоки р. Санзу на Хемчикском хр., в подгольцовом лиственничнике с кедром, 1750—1780 м и др.). Между этими видами у нас встречаются переходные формы.

**Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb. Известен из Красноярской и Канской лесостепи, Хакасской и Минусинской степей, Кузнецкого Алатау, окр. Кызыла. В ЛЗС встречается редко в степном поясе, в сухих и кустарниковых степях. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

**Allium clathratum* Ledeb. Известен из Минусинских степей и Красноярской лесостепи, в Зап. Саяне встречается по долине р. Иджим (Флора. . ., 1967) и на Уюкском хр. (редкое). В ЛЗС редок в степях различных типов (450—1600 м). Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Сарлы, Колбак-Мыс, Хем-Терек-Тиг, Санзу, Отук-Суг, Большие и Малые Уры.

**A. stellerianum* Willd. Известен из Чуно-Онского р-на; в Зап. Саяне из окр. с. Нижне-Усинского и с Уюкского хр. На ЛЗС собран однажды по гриве гранитной гряды на уступах скал, 1200 м, на южном склоне Саянского хр., по р. Отук-Суг (subsp. *tuvinicum* Friesen, 1985).

**Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw. Известен из Зап. Саяна — окр. с. Верхне-Усинского; р. Орто-Хем в Уюкском хр. В ЛЗС встречается редко в лесном поясе, 720—1020 м, в пойменных, еловых, лиственничных лесах с зеленомошным, мелкотравным, вейниковым покровом. Саянский хр., реки Падархем, Большие Уры, Голая, Отук-Суг.

**Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. Известен из Хакасских и Минусинских степей, Кузнецкого Алатау, ПЗС — бассейн р. Ус (Флора. . ., 1971), Уюкский хр. В ЛЗС встречается редко в кустарниковых степях по речным террасам, 485—500 м, Хемчикский и южный склон Саянского хр., Енисей, устья рек Колбак-Мыс, Большие и Малые Уры, Сарлы, Шигнота.

**A. pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach. Известен из Красноярских, Минусинских, Хакасских степей. На ПЗС в Уюкском хр. В ЛЗС встречается редко на скалистых склонах, по осыпям в степном поясе, 489—800 м, Хемчикский хр., реки Енисей, Колбак-Мыс (в устье).

**Polygonum abbreviatum* Kom. Редкое растение, известно из Вост. и Центр. Саяна (Определитель. . ., 1979). В ЛЗС изредка встречается в гольцовом поясе по каменистым и дриадовым тундрам, 1970—2350 м. Южный склон Саянского хр., реки Ала-Аян, Отук-Суг, Сарлы, Мадарлык.

**P. persicaria* L. Известен из Минусинских степей и Вост. Саяна (Флора. . ., 1971). Подчеркивается отсутствие гербарных образцов из Красноярского края.

В ЛЗС собран на суше, периодически затопляемой водами Саянского водохранилища, среди сорной растительности, в пределах степного пояса, 540 м.

**Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. Приабаканская и Минусинская степи, Июсо-Ширинская лесостепь, Красноярский и Канский лесостепные районы, на ПЗС — Уюкский хр., часто, хотя малообильно. В ЛЗС встречается редко в степном поясе по кустарниковым, злаковым, каменистым степям, 488—800 м. Хемчикский хр., р. Енисей.

**Corispermum uralense* (Iljin) Aell. Широко распространенный вид — от Среднесибирского плоскогорья до Хакасских и Минусинских степей. В ЛЗС встречается редко в кустарниковых степях по речным террасам и особенно среди сорной растительности на суше, периодически затопляемой водами Саянского водохранилища, 540—600 м. Хемчикский хр., р. Енисей.

**Stellaria peduncularis* Bunge. Арктоальпийский вид, известный из Вост. и Зап. Саян: Араданский хр. и др. (Флора. . ., 1976), Уюкский хр. В ЛЗС редко от лесного до гольцового пояса, 1340—2170 м: кустарниковые заросли на речных террасах и берегах озер, лиственничные и кедровые моховые леса, тундры различных типов (на избыточно увлажненных участках).

***Eremogone capillaris* (Poir.) Fenzl. На юге Красноярского края не отмечалось. В ЛЗС как редкое встречается в степном поясе на скалистых склонах, 600—900 м. Хемчикский хр., р. Енисей.

**E. meyeri* (Fenzl) Ikonn. Указывается для Уюкского хр. (довольно часто). У нас редко по каменистым степям горных склонов, 490—810 м. Хемчикский хр., р. Енисей, устье р. Колбак-Мыс.

***Dianthus ramosissimus* Pall. Новый вид для флоры Красноярского края. Встречается редко в ЛЗС по кустарниковым степям, 500—600 м. Хемчикский хр., р. Енисей.

**Caltha membranacea* (Turcz.) Schipcz. Известен с Вост. Саяна, ПЗС; в ЛЗС встречается изредка в лесном поясе, 445—1700 м, на переувлажненных местах. Растет на песчано-галечных наносах речных пойм, в кустарниковых зарослях по речным террасам, в травянистых и зеленомошных кедрачах и лиственничниках. Хемчикский и южный склон Саянского хр.

**Shibateranthis sibirica* (DC.) Nakai. Известен в Зап. Саяне из трех мест. С ЛЗС на территории заповедника собран дважды на южном склоне Саянского хр.: 1) в пойменном ельнике, 1580 м (Т. Л. Арбузова); 2) в гольцовом поясе на нивальной лужайке по склону кара в истоках р. Ыдык-Тиг-Хем, 1920 м (В. И. Власенко).

**Aquilegia brevicalcarata* Kolokoln. Известен с ПЗС (гора Беделиг в Уюкском хр. и др.). В ЛЗС изредка встречается в подгольцовом и гольцовом поясах, 1850—2320 м, по всей территории заповедника: редколесья, субальпийские луга, ерниковые, зеленомошные, лишайниковые тундры, особенно по останцам, разрушенным поверхностям склонов, скалистым гривам у снежников.

**Aconitum baicalense* Turcz. ex Rapaics. Известен из ПЗС (Флора. . ., 1976, ut *A. czekanovskyi* Steinb.). В ЛЗС встречается редко в лесном поясе, в ерниковых зарослях по речным долинам и на субальпийских лугах, 1750—1970 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Хем-Терек-Тиг, Карамыш.

**Pulsatilla ambigua* Juz. ex G. Pritz. В Красноярском крае был известен с Хакасских и Минусинских степей, указан для песков в окрестностях Кызыла (Ломоносова, 1978). В ЛЗС встречается в злаковых степях, остепненных лиственничниках, 1300—1400 м. Южный склон Саянского хр., реки Енисей, Толжен.

**Clematis aethusifolia* Turcz. Отмечался для ПЗС (Уюкский хр., часто) и для смежных районов Тувы (Определитель. . ., 1984). В ЛЗС обычно в каменистых, кустарниковых степях, 540—800 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие и Малые Уры, Хем-Терек-Тиг, Чолбак-Мыс.

**Hypecoum erectum* L. Известен с р. Ус и из степного пояса Уюкского хр. В ЛЗС редко в каменистых и кустарниковых степях, 460—800 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

**Lepidium cordatum* Willd. ex DC. Известен из Хакасских степей и с ПЗС (Боян-Кол, Ломоносова, 1978). В ЛЗС редко: на кабаньих пороях по террасам р. Большие Уры в степном поясе, 820 м.

**Sisymbrium heteromallum* C. A. Mey. Растение с обширным, преимущественно южно-сибирским ареалом; указано для ПЗС (Определитель. . ., 1979); известно с Уюкского хр. В ЛЗС редко в степном поясе: крупнотравные луга, вырубки, пустыри, солонцы, кустарниковые степи, 430—1330 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Колбак-Мыс, Отук-Суг, Каракем, Большие и Малые Уры, Шигнота.

**S. officinale* (L.) Scop. Растение, приближающееся к космополитному; известно из Вост. Саяна. В ЛЗС изредка в степном поясе: пустыри по речным террасам, степи различных типов, шлейфы склонов, лога, скалистые гривы, 430—1400 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Хем-Терек-Тиг, Большие и Малые Уры, Колбак-Мыс, Отук-Суг, Шигнота.

**S. polymorphum* (Murr.) Roth. Известен из Хакасских и Минусинских степей, ПЗС (Определитель. . ., 1979), со скал в Уюкском хр. В ЛЗС собран в кустарниковой (580 м) и осочковой (950 м) степях, Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

**Isatis costata* C. A. Mey. Известен в Красноярском крае от подзоны средней тайги до степной зоны. Найден в Уюкском хр. по р. Боян-Кол. В ЛЗС собран однажды: южный склон Саянского хр., в лесном поясе, остепненные склоны со скалами по р. Каракем, 630 м.

**Draba ochroleuca* Bunge. Известен из Приабаканской и Красноярской лесостепи, Кузнецкого Алатау, Вост. и Центр. Саяна. Как редкое приводится для высокогорий Тувы (2000—2500 м, Определитель. . ., 1984). В ЛЗС собран однажды в гольцовом поясе в лишайниковой тундре, 2200 м, р. Ала-Аян на южном склоне Саянского хр.

**D. subamplexicaulis* C. A. Mey. Преимущественно сибирское и среднеазиатское растение. Известно из Вост. и Центр. Саяна (Определитель. . ., 1979); приводится для Тувы. В ЛЗС собрано в моховом кедраче, 1700 м. Южный склон Саянского хр., по р. Карамыш.

**Dontostemon micranthus* C. A. Mey. Для Саян отмечается в Уюкском хр. Нами обнаружено как редкое для ЛЗС в степном поясе по кустарниковым, злаковым степям, скалам, 600—900 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие и Малые Уры.

**D. perennis* C. A. Mey. ПЗС, в Уюкском хр., не часто, не обилен. У нас изредка в степном поясе, 488—700 м, кустарниковые, каменистые, злаковые степи. Хемчикский хр., р. Енисей.

**Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr. Известно как редкое с Уюкского хр. В ЛЗС собрано трижды в степном поясе (злаковые, полынные степи, каменистые гривы), 1300—1600 м. Хемчикский хр., реки Чолбак-Мыс, Колбак-Мыс.

***Saxifraga hyperborea* R. Br. Новый вид для флоры Красноярского края. Собран нами однажды в гольцовом поясе (форма не очень типичная). В расщелинах скал на гриве водораздельного хребта, 2050 м, между средним течением р. Ала-Аян и верхним течением р. Отук-Суг, южный склон Саянского хр. Ближайшее нахождение — Баргузинский хр. (Арктическая. . ., 1984).

**Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Soják. Редкое; известно из Уюкского хр., Усинской степи и окр. Красноярска (Определитель. . ., 1979). В ЛЗС редко в степном поясе по кустарниковым, злаковым степям, 700—1400 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие Уры, Отук-Суг, Чолбак-Мыс.

**Potentilla elegantissima* Polozh. Описан из Хакассии; известен также с Кузнецкого Алатау и ПЗС. В ЛЗС собран на южном склоне Саянского хр. в степном поясе в кустарниковой степи по рекам Толжен (540 м), Талды-Чаз (1650 м).

**Caragana altaica* (Kom.) Pojark. Известен из Приабаканских, Хакасских степей и ПЗС. На территории заповедника обычное растение степного пояса, 500—1400 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр.

**Astragalus melilotoides* Pall. Известен из Хакасских и Минусинских степей (Флора. . ., 1960). В ЛЗС как редкое в степях различных типов по речным террасам. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

***A. monophyllus* Bunge. Монгольский вид (Грубов, 1982), известен из Тувы (Определитель. . ., 1984). Новое растение для флоры Красноярского края. В ЛЗС встречается крайне редко в степном поясе по каменистым степям и у солонцов, 600—700 м. Хемчикский хр., р. Енисей (А. Я. Углев).

**A. uliginosus* L. Тува (редко). Известен в основном из Приабаканских лесных районов. В Зап. Саяне в системе р. Абакан, у с. Усинское. В ЛЗС собран однажды в кедрово-лиственничном лесу с травяным покровом, 1420 м. Хемчикский хр., р. Колбак-Мыс.

**Oxytropis intermedia* Bunge. Известен с Хакасских и Минусинских степей (var. *tenuifolia* Polozh., Флора. . ., 1960) и ПЗС (var. *intermedia*). Указывается для Тувы (не часто). На ЛЗС встречается редко по гривам на скалистых участках и в злаковых сообществах степного пояса, 820—1050 м. Хемчикский хр., реки Енисей, Колбак-Мыс.

**O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. Известен из Кузнецкого Алатау и Вост. Саяна. В ЛЗС встречается редко в гольцовом и лесном поясах, 1340—2300 м. На песчано-галечных наносах речных пойм, в кедровых редколесьях у останцов; в каменистых, овсяницевых, моховых горных тундрах, у каровых озер. Хемчикский и южный склон Саянского хр.

**O. setosa* (Pall.) DC. Хакасские степи и Кузнецкий Алатау (var. *aigulakensis* (Saposhn.) Kryl. В ЛЗС собран однажды под гривой в ритидиево-осоковом сообществе с караганой в степном поясе, 800—900 м.

**Vicia costata* Ledeb. Широко распространен в Монголии и Туве, но для Красноярского края отмечался ранее только в Уюкском хр. В ЛЗС встречается редко в степном поясе по кустарниковым, каменистым, полынным степям и осыпям, 480—1200 м. Хемчикский хр. и южный склон Саянского хр.

**Euphorbia humifusa* Schlecht. Красноярская и Минусинская степи, для ПЗС — Уюкский хр. В ЛЗС редко по злаковым, каменистым степям, 480—1200 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей, устья рек Большие и Малые Уры, Узун-Суг, Чолбак-Мыс.

**E. waldsteinii* (Sojàk) Czer. Известен из Красноярской лесостепи, Хакасской и Минусинской степей (Определитель. . ., 1979). В ЛЗС встречается часто в степном и редко в лесном поясах по всей территории заповедника. Песчано-галечные наносы в поймах; степи различных типов, лиственничные, сосновые, лиственные леса с травяным покровом. Однажды собран на скалах по гари в кедровом редколесье, р. Алды-Узык.

**Myricaria dahurica* (Willd.) Ehrenb. Известен из Манско-Агульского р-на Вост. Саяна, ПЗС (Усинский р-н). В ЛЗС встречается редко в поймах и на островах рек, 550—800 м. Южный склон Саянского хр., реки Большие и Малые Уры.

**Carum buriaticum* Turcz. Указан в Определителе. . ., 1979. Отмечается как очень редкое для степей Уюкского хр. В ЛЗС встречается изредка в степном поясе: песчаные наносы в поймах, пустыри, тополевые колки на речных террасах, лиственничники с травами и вейниковым покровом, скалы. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Колбак-Мыс, Отук-Суг, Большие и Малые Уры, Енисей.

***Swertia komarovii* Pissjauk. Новый вид для флоры Красноярского края; описан из Вост. Саяна В. В. Письяуковой (1961), распространение выяснено недостаточно. В ЛЗС собран в брусничном лиственничнике по р. Санзу, Хемчикский хр. Высота нахождения (1160 м), как и лесное обитание существенно отличаются от гольцового обитания с высотами 2250—2650 м в Сангиленском районе Тувы (Определитель. . ., 1984).

**Convolvulus ammanii* Desr. Степи и лесостепи юга Красноярского края, ПЗС (Уюкский хр.). В ЛЗС встречается редко в каменистых и кустарниковых степях, 450—700 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

**Polemonium pulchellum* Bunge. Кузнецкий Алатау, ПЗС, очень редкое (Флора. . ., 1977). В ЛЗС собрано однажды в зеленомошном лиственничнике среди затененных обломков скал, 1870 м. Хемчикский хр., р. Алды-Узык.

**Lappula patula* (Lehm.) Menyhàrth. Красноярская лесостепь (очень редкое заносное) (Определитель. . ., 1979). В ЛЗС также редко в степном и отчасти лесном поясах, на пустырях по речным террасам, 540—1400 м. Южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие и Малые Уры.

***Eritrichium tuvinense* M. Pop. В Центральной Туве по плаунковым степям (Определитель. . ., 1984). Новое для флоры Красноярского края. В ЛЗС изредка в степном поясе: поймы рек, степи различных типов, скалистые гривы, лиственничные, тополевые леса, обычно на скалах, 490—1200 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Колбак-Мыс, Енисей, Большие и Малые Уры, Узун-Суг.

**Mertensia davurica* (Pall. ex Sims) G. Don fil. Вост. и Центр. Саяны, ПЗС (Уюкский хр.), редкое (Флора. . ., 1977; Определитель. . ., 1979). В ЛЗС редко в степном и лесном поясах по кустарниковым, травяным лиственничникам и по гарям, 1760—1990 м. Хемчикский хр., реки Алды-Узык, Чолбак-Мыс.

**Linaria debilis* Kuprian. Степи и лесостепи юга Красноярского края. ПЗС (Уюкский хр.). В ЛЗС изредка в поймах рек, сосновых и тополевых лесах надпойменных террас, травяных и ритидиевых лиственничниках, степях различных типов, 450—1400 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Колбак-Мыс, Чолбак-Мыс, Хем-Терек-Тиг, Большие и Малые Уры, Толжен, Сарлы, Шигнота, Мадарлык, Талды-Чаз.

**Pedicularis labradorica* Wirsing. Арктобореальный вид; известен с ПЗС (Уюкский хр.). В ЛЗС редко в травяных и моховых лиственничниках, кедрачах, ерниках речных долин, 1320—1720 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Колбак-Мыс, Чолбак-Мыс, Толжен.

**Plantago maxima* Juss. ex Jacq. Степи и лесостепи юга Красноярского края, Усинская степь. В ЛЗС собран однажды на берегу минерального источника по р. Большие Уры, 1200 м.

**Galium spurium* L. Канская лесостепь, Кетско-Чулымский р-н, Уюкский хр. В ЛЗС собран однажды в лесном поясе на пустыре по р. Большие Уры в 31 км от устья, 1200 м (Т. И. Житлухина). Наше растение имеет голые узлы; возможно, его следовало бы называть *G. aparine* L. f. *spurium* (L.) Boivin (Zahradnikovà-Rosetzkà, 1968; Moore, 1975, и др.).

**G. coriaceum* Bunge. Усинская лесостепь (Определитель. . ., 1979) и Уюкский хр., редкое. В ЛЗС обычное растение скал в степном поясе, 450—1400 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр.

**Lonicera caerulea* L. subsp. *pallasii* (Ledeb.) Browicz. Распространен от Норильско-Хетской лесотундры на севере до Саян на юге. Отмечен для ПЗС (Флора. . ., 1979). Изредка по всему профилю от приречных лесов до горных тундр, 1760—1900 м. Саянский хр., реки Каракем, Узун-Суг, Сарлы, Таловка, Ала-Аян, Озерная.

**Erigeron lonchophyllus* Hook. Почти весь юг Красноярского края (Флора. . ., 1980), в ПЗС — Уюкский хр. В ЛЗС собран трижды: на песчано-галечных наносах в пойме, по сырому логу в лиственничнике, в осоковых куртинах по заболоченному берегу минерального источника. Южный склон Саянского хр., реки Большие Уры, Чул, Енисей, 600 м, 1200 м.

**Leontopodium ochroleucum* Beauv. var. *campestre* (Ledeb.) Grub. Лесостепи и степи Красноярского края. В ЛЗС собран дважды в злаковых степях по рекам Чолбак-Мыс, Колбак-Мыс, 1400—1600 м. Хемчикский хр.

**Artemisia annua* L. Усинская степь, Уюкский хр. В ЛЗС редко на песчано-галечных наносах в поймах, по кустарникам, пустырям, шлейфам остепненных склонов, 480—600 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Хем-Терек-Тиг, Сарлы, Большие и Малые Уры, Шигнота.

****A. commutata* Bess. subsp. *pubescens* (Ledeb.) Kuvajev stat. nov.** (*A. pubescens* Ledeb. 1812, Mèm. Acad. Pètersb., 5 : 568). Известен из степных и лесостепных районов. В ЛЗС редко. По каменистым, кустарниковым, полынным степям, у солонцов, 490—700 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Енисей, Большие Уры.

***A. leucophylla* (Bèss.) Turcz. ex Clarke. Вид, расселяющийся из Вост. Сибири на запад (Куваев, 1976); известен из Вост. Саяна. В ЛЗС редко на песчано-галечных наносах пойм, пустырях речных террас, в кустарниковых степях, лиственничных лесах, 500—1980 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Малые Уры, Толжен, Чолбак-Мыс, Енисей, Отук-Суг, Узун-Суг.

**A. martjanovii* Krasch. ex Poljak. Считался эндемиком Хакасских и Минусинских степей (Амельченко, 1978). В ЛЗС редко в степях различных типов, 450—700 м. Хемчикский хр., реки Талды-Чаз, Хем-Терек-Тиг, Чолбак-Мыс.

**A. messerschmidtiana* Bess. Вид преимущественно монгольский (Грубов, 1982); в источниках по флоре СССР не признан, но указан С. К. Черепановым (1981). У нас на северной границе ареала. Встречается изредка в степном поясе по каменистым степям, осыпям, курумам, 600—700 м. Хемчикский хр., р. Енисей.

**A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch. Почти весь юг Красноярского края, включая Вост. Саян; для Зап. Саяна указывался на Уюкском хр. Для ЛЗС обычен в степном поясе на галечниках, в степях различных типов, редко в лесном поясе; 450—1660 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр.

**Petasites rubellus* (J. F. Gmel.) Toman (*Nardosmia saxatilis* Turcz.). Известен из Вост. Саяна и ПЗС. Гольцовое, преимущественно южно-сибирское растение (Флора. . ., 1980; Ломоносова, 1978). В ЛЗС редко в гольцовом и лесном поясах, 700—2500 м: высокогорные тундры, разрушенные поверхности склонов, нивальные лужайки, песчано-галечные наносы пойм, лиственничные и кедровые леса, гари. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Голая, Падархем, Алды-Узык, Катаныг, Хем-Терек-Тиг, Узун-Суг.

**Saussurea krylovii* Schischk. et Serg. Алтай, Тува, Монголия, Сред. Азия (Липшиц, 1979); приводился М. Н. Ломоносовой (1978) для Уюкского хр. В ЛЗС собран однажды в высокогорной каменистой тундре по водораздельному хребту между реками Отуг-Суг и Ыдык-Тиг-Хем (южный склон Саянского хр., В. И. Власенко).

**S. pricei* Simps. Растение считалось эндемиком Алтая, Тувы, Монголии (Липшиц, 1979); приводится для Уюкского хр. Встречается изредка в ЛЗС по каменистым степям, скалистым склонам, 490—800 м. Хемчикский хр., р. Енисей, устья рек Колбак-Мыс, Хем-Терек-Тиг, Иргар, Большие Уры.

**S. salicifolia* (L.) DC. Довольно обычен на юге Красноярского края. Для ПЗС приводится М. Н. Ломоносовой (1978). В ЛЗС собран дважды: в разнотравной степи и травяном лиственничнике, 1300 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., р. Енисей.

**Cirsium komarovii* Schischk. Ангаро-Тунгусский район Красноярского края (Флора. . ., 1980); ПЗС. В ЛЗС редко в степном и лесном поясах: кустарниковые степи, лиственничные и кедровые травяные и зеленомошные леса (приурочен к скалам и разрушенным поверхностям), 1400—1950 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Хем-Терек-Тиг, Алды-Узык, Каракем.

**Serratula marginata* Tausch. Все степные районы Красноярского края (Флора. . ., 1980). В ЛЗС нами отмечен в степях различных типов, по скалистым склонам, 1010—1900 м. Хемчикский хр., р. Енисей, нижнее течение рек Колбак-Мыс, Хем-Терек-Тиг, Чолбак-Мыс, Большие Уры.

***Taraxacum lyratum* (Ledeb.) DC. Встречается на Шапшальском хр. системы Вост. Алтая, в окр. оз. Джулу-Куль и верховье р. Шуй, на Юго-Восточном Алтае и на севере Монголии (Грубов, 1982). Новый вид для флоры Красноярского края. В ЛЗС собран дважды в высокогорной тундре по останцам, 2100—2120 м. Хемчикский хр., истоки рек Алды-Узык и Хем-Терек-Тиг.

**Youngia tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer. Джунгаро-монгольское растение, в СССР ранее известное с Южного Алтая и Тувы (Определитель. . ., 1984); приводилось для ПЗС (Уюкский хр.). Нами отмечено как редкое в ЛЗС в степях различных типов, где приурочено к выходам материнских пород, скалистым склонам и гривам, 450—800 м. Хемчикский хр., реки Енисей, Большие Уры.

**Hieracium echioides* Lumn. Для Красноярского края известен из Хакасии и Минусинских степей (Флора. . ., 1980). В ЛЗС встречается редко на песчано-галечных наносах в поймах, крупнотравных лугах речных террас, злаковых степях, вейниковых лиственничниках, 480—1600 м. Хемчикский и южный склон Саянского хр., реки Большие Уры, Чолбак-Мыс, Шигнота, Хаугой. У нас находится у юго-восточной границы ареала.

Кроме того, в ЛЗС нами сделаны новые находки следующих видов: *Calamagrostis pavlovii* Roshev. (по гарям в лиственничных лесах, р. Санзу, 900—1400 м); *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. (лесной и гольцовый пояса, реки Ала-Аян, Катаныг, Алды-Узык, Санзу, 1300—2100 м); *Allium ledebourianum* Schult. et Schult. fil. (степи различных типов, реки Енисей, Колбак-Мыс, Чолбак-Мыс, Хем-Терек-Тиг, Большие и Малые Уры, 500—900 м); *Polygonum nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petrov (преимущественно гольцы, 1900—2400 м); *Stellaria dichotoma* L. (в степях различных типов, 450—1400 м); *Lepidium latifolium* L. (полынные и злаковые степи по рекам Енисей и Большие Уры, 550—700 м); *Sisymbrium loeselii* L. (в степях, пустырях, крупнотравных лугах, вырубках по рекам Енисей, Большие и Малые Уры, Хем-Терек-Тиг, 430—1400 м); *Astragalus saralensis* Gontsch. (в кедровых редколесьях и на субальпийских лугах по рекам Ыдык-Тиг-Хем, Сарлы, Отук-Суг, 1800—1900 м); *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (в кустарниково-осоковой тундре на р. Отук-Суг); *Primula farinosa* L. (в лесном и гольцовом поясах по рекам Ала-Аян, Усту-Чаада-Суг, Санзу, Большие Уры, Отук-Суг, Сарлы); *Artemisia bargusinensis* Spreng. (кустарниковые степи; р. Енисей, 600 м); *A. mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai (злаковая степь по р. Большие Уры, 810 м); *A. pycnorhiza* Ledeb. (в каменистых, злаковых степях, тополевых лесах; реки Енисей, Колбак-Мыс, Чолбак-Мыс, Большие Уры, 510—1390 м); *A. rupestris* L. (кустарниковые, злаковые степи; реки Колбак-Мыс, Большие Уры, Толжен, Чул, 600—1330 м); *A. rutifolia* Steph. ex Spreng. (по каменистым степям, курумам, осыпям на Енисее, 540—800 м); *Echinops sphaerocephalus* L. (на скалистых склонах в степях различных типов по Енисею, 600—1050 м); *Saussurea foliosa* Ledeb. (по каменистым тундрам и гольцовым пустыням, рекам Каракем, Таловка, Мадарлык, 2000—2430 м); *S. subacaulis* (Ledeb.) Serg. (в тундрах различных типов, гольцовых пустынях, нивальных лужайках, реки Катаныг, Карамыш, Ыдык-Тиг-Хем, Верхняя Таловка, Сарлы, Мадарлык, 2000—2400 м).

Дальнейшие исследования флоры заповедника, вероятно, принесут новые находки.

Выражаем признательность М. Н. Ломоносовой за содействие в подготовке публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амельченко В. П. Полыни в Приенисейской Сибири // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1978. 18 с. — *Арктическая* флора СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 9. 333 с. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии с атласом. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 380 с. — *Куваев В. Б.* Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее // Ареалы растений флоры СССР. Вып. 3. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. С. 75—85. — *Липшиц С. Ю.* *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 283 с. — *Ломоносова М. Н.* Конспект флоры Уюкского хребта, Западный Саян // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. С. 41—106. — *Мартьянов М. Н.* Флора Южного Енисея. Минусинск, 1923. 184 с. — *Определитель* растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1984. 335 с. — *Определитель* растений юга Красноярского края. Новосибирск: Наука, 1979. 670 с. — *Письяукова В. В.* Заметки о роде *Swertia* L. // Ботан. мат. Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1961. Т. 21. С. 298—300. — *Фризен Н. В.* К систематике *Allium stellerianum* Willd. (*Alliaceae*) из Сибири // Новости сист. высш. раст. 1985. Т. 22. С. 72—75. — *Флора* Красноярского края. Вып. 1—10. Томск: Изд-во ТГУ, 1937—1980, 1983. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Вып. 1—6. Красноярск: Изд-во Краснояр. пед. ин-та, 1957—1967. — *Zahradnikova-Rozŝetzkà K.* Rozširenie druhon rodu *Galium* zo sekcii *Aparine* na Slovensku // Biologia. 1968. Roĉ. 23, cis. 10. P. 793—802. — *Moore K. J.* The *Galium aparine* complex in Canada // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 9. P. 877—893.

Саяно-Шушенский
биосферный заповедник,
п. Шушенское Красноярского края,
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных,
Москва.

Получено 30 V 1989.

УДК 581.9 : 582.32

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

С. Г. Казановский

НОВИНКИ БРИОФЛОРЫ СИБИРИ

S. G. KAZANOVSKY. THE NEW RECORDS OF BRIOFLORA OF SIBERIA

Приводятся сведения о 7 видах листостебельных мхов, собранных на хр. Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье), из них 2 вида впервые указываются для Сибири, 1 — впервые для Восточной Сибири, 4 вида являются новыми для Центральной Сибири.

В августе—сентябре 1989 г. автор проводил сборы мхов в северных предгорьях и на северном склоне хр. Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье). Были обследованы окрестности пос. Танхой, г. Слюдянка, низовья рек Выдриная, Снежная (в районе Карьерских озер), некоторые пункты Байкальского государственного биосферного заповедника: нижнее и среднее течение р. Переемной, долина ее притока Немский Ключ, северный берег оз. Черного. Кроме того, были частично определены сборы мхов Л. В. Бардунова 1985 и 1988 гг. и небольшая коллекция (около 30 образцов) из Байкальского заповедника, собранная А. Р. Панкевич и С. Э. Панкевичем в 1985 г. В результате обработки материала был выявлен ряд редких и новых для Сибири видов мхов.

Grimmia donniana Sm. Байкальский заповедник, долина р. Переемной, в 1 км ниже устья р. Немский Ключ, скала у реки, на камнях, вместе с *Bartramia ithyphylla* Brid., *Andreaea rupestris* Hedw., 17 VIII 1989.

Редкий в Сибири горный вид с не вполне ясным здесь распространением. Впервые указывается для Центральной Сибири. На Дальнем Востоке отмечен на Чукотском п-ове, Камчатке и в Южном Приморье (Лазаренко, 1940; Бардунов, Черданцева, 1982; Афонина, 1989).

G. sessitana De Not. f. *subsulcata* (Limpr.) Loeske. Собрана в двух точках на территории Байкальского заповедника: долина р. Немский Ключ, заросли *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar на каменистой россыпи, на камнях, 18 VIII 1989; в 4 км севернее оз. Черного, субальпийский луг, на горизонтальной поверхности камней, 19 VIII 1989.

Впервые приводится для Восточной Сибири, ближайшие местонахождения в Западной Сибири (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970) и на Дальнем Востоке — Южная Камчатка, Южное Приморье (Лазаренко, 1940; Бардунов, Черданцева, 1982).

G. caespiticia (Brid.) Jur. Байкальский заповедник, Осиновский голец, тундра, на поверхности камней, 18 VII 1985, собрали А. Р. Панкевич и С. Э. Панкевич.

Впервые приводится для Центральной Сибири, ближайшее местонахождение — п-ов Таймыр (Абрамова и др. 1961).

Bryum archangelicum B. S. G. Окрестности г. Слюдянка, левый берег р. Слюдянка в 2.5 км от устья, скала южной экспозиции, на известняковых камнях с наносами мелкозема, со зрелыми спорогонами. Смешанная дерновинка с *Bryum argenteum* Hedw., *Didymodom ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M. Hill, *Tortula sinensis* (C. Muell.) Broth., *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) Chen. 17 IX 1989.

Редкий арктоальпийский циркумполярный вид. Это первое указание для Центральной Сибири. Ближайшие местонахождения — п-ов Таймыр в Восточной Сибири и о-в Беринга (Командорские острова) на Дальнем Востоке (Савич-Любицкая, 1954).

Plagiomnium maximoviczii (Lindb.) T. Kop. (*Mnium maximoviczii* Lindb., *M. microovale* C. Muell.). Окрестности г. Слюдянка, скала северо-восточной экспозиции, сложенная мрамором, по соседству с березово-кустарниково-разнотравным лесом, на гумусированной поверхности камней, с примесью других мхов: *Timmia comata* Lindb. et Arn., *Didymodon ferrugineus, Myurella sibirica* (C. Muell.) Reim., 17 IX 1989.

В дерновинке отмечены только женские побеги. Листья середины побегов из нашего образца имеют более тупые и редкие зубцы по сравнению с японскими эксиккатами (Musci Japonici,Ser. 4 (1951); N 168. Ed. by A. Noguchi and S. Hattori).

Впервые приводится для Сибири. Наше местонахождение самое северозападное. До сих пор вид считался восточноазиатским и приводился для советского Дальнего Востока (Лазаренко, 1941; Бардунов, Черданцева, 1982). За пределами СССР распространен в странах Южной и Восточной Азии (Китай, Корея, Япония, Филиппинские острова) (Koponen, 1972). Вероятно, вид следует рассматривать для Сибири как неморальный реликт.

Rhizomnium nudum (Britt. et Williams) T. Kop. (*Mnium nudum* Britt. et Williams). Собран дважды в Байкальском заповеднике: 1) долина р. Переемная, в 2 км выше устья р. Рассоха, на почве у воды, в совместном произрастании с *Plagiomnium confertidens* (Lindb. et Arn.) T. Kop., 16 VII 1989; 2) северный берег оз. Черное, заросли *Pinus pumila* (Pallas) Regel на каменистой россыпи, на сырой гниющей древесине (в углублении на месте сгнившего сучка), в дерновинке отмечены женские экземпляры, 19 VIII 1989.

Впервые приводится для Сибири. Наше местонахождение крайнее западное в Евразии. Для Советского Союза вид отмечен на п-ове Камчатка, в Магаданской обл. (Колымское нагорье), на Командорских (о-в Медный) и северных Курильских (Онекотан, Шумшу) островах (Persson, 1970; Черданцева, 1978, 1986, 1989; Благодатских, 1984).

Так как этот вид мог быть ошибочно определен, как *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop. или *R. pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. Kop., мы просмотрели все сибирские образцы указанных видов в гербарии Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР (СИФИБР). Эта проверка подтвердила правильность прежних определений, из чего можно заключить, что *R. nudum* в Сибири редок.

Lescuraea radicosa (Mitt.) Moenk. var *denudata* (Kindb.) Lauton. Данная разновидность отмечена в 7 образцах, собранных в Байкальском заповеднике (среднее течение р. Переемной, северный берег оз. Черного) и в окрестностях г. Бабушкина: на камнях сухой россыпи; на камнях, выступающих из воды; на камнях в березово-пихтово-разнотравном лесу и в зарослях *Pinus pumila*; на основании ствола *Duschekia fruticosa*; на тополевом колоднике со слоем гумуса. Найдена в совместном произрастании с *Racomitrium heterostichum* (Hedw.) Brid., *Leptodictium riparium* (Hedw.) Warnst., *Bryum stenotrichum* C. Muell., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Schistidium strictum* (Turn.) Mart., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Scapania* sp.

В гербарии СИФИБР хранится образец *Lescuraea radicosa* var. *radicosa*, который, к сожалению, не был опубликован: северо-восточное Прибайкалье, Баргузинский хр., гольцовая долина речки — правого притока р. Давшинки, у границы пихтового леса, 29 VIII 1958, собрали Л. Н. Тюлина, М. М. Иванова, определил Л. В. Бардунов.

Вид в целом впервые приводится для Центральной Сибири. Ближайшие местонахождения — Западный Саян (Бардунов, 1974) и плато Путорана (Чернядьева, 1985). Распространен он также в Европе и Северной Америке (Абрамова и др., 1961; Nyholm, 1960).

В заключение автор выражает глубокую благодарность Л. В. Бардунову за большую помощь в определении гербарного материала и за предоставленные образцы, В. Я. Черданцевой за информацию о распространении *Rhizomnium nudum* и Т. В. Макрый за помощь и участие в полевой работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Афонина О. М.* Список листостебельных мхов Чукоткого полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 5—29. — *Бардунов Л. В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 33 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 167 с. — *Бардунов Л. В., Черданцева В. Я.* Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1982. 206 с. — *Благодатских Л. С.* Листостебельные мхи Колымского нагорья. Магадан, 1984. 45 с. — *Лазаренко А. С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. І. Верхоплідні мохи (*Acrocarpae: Andreaeales — Schistostegiales*) // Ботан. журн. АН УРСР. 1940. Т. 1, № 3—4. С. 59—100. — *Лазаренко А. С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. ІІ. *Acrocarpae: Orthotrichales—Eubryales; Pleurocarpae; Isobryales—Hypnobryales (Theliaceae—Leskeaceae)* // Ботан. журн. АН УРСР. 1941. Т. 2, № 1. С. 83—125. — *Савич-Любицкая Л. И.* Обзор рода *Bryum* Hedw. в СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. II. Споровые растения. Вып. IX. 1954. С. 495—634. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 822 с. — *Черданцева В. Я.* Материалы к флоре мхов Корякского национального округа // Водоросли, грибы и мхи Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 113—123. — *Черданцева В. Я.* К бриофлоре северных островов Курильского архипелага // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 156—162. — *Черданцева В. Я.* Редкие и интересные виды мхов Дальнего Востока СССР // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1989. С. 157—159. — *Чернядьева И. В.* Новые и редкие виды мхов для плато Путорана // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 1. С. 120—125. — *Koponen T.* The East Asiatic species of *Plagiomnium* sect. *Rostrata* (*Bryophyta*) // Ann. Bot. Fennica. 1972. Vol. 97. P. 1—29. — *Nyholm E.* Illustrated moss flora of Fennoscandia. II. Musci. Fasc. IV, Lund, 1960. P. 287—408. — *Persson H.* Contribution to the bryoflora of Kamtschatka // Rev. Bryol. et Lichenol. 1970. Vol. 37, fasc. 2. P. 209—221.

Байкальский экологический
музей СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 18 VI 1990.

УДК 581.9(470.13)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

А. Н. Кулиев, В. В. Морозов

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ОКРЕСТНОСТЯХ ГОРОДА ВОРКУТЫ

A. N. KULIYEV, V. V. MOROZOV. THE NEW ADVENTITIOUS SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE NEIGHBOURHOOD OF VORKUTA

Приводятся сведения о нахождении 28 новых заносных для г. Воркуты и его окрестностей видов сосудистых растений.

Ботаническое обследование окрестностей г. Воркуты, проведенное в 1987—1990 гг., позволило выявить 28 новых видов сосудистых растений, ранее не отмечавшихся на данной территории. Гербарный материал, собранный во время проведения работ, хранится во ВНИИ охраны природы.

Calamagrostis epigeios subsp. *meinshausenii* Tzvel. Бореальный евразиатский вид. Обитает на песчаных дюнах морского побережья, а также в низовьях притоков р. Печоры — рек Кожвы и Колвы (Флора. . ., 1974). У насыпи железной дороги в разнотравных группировках на окраине города и близ пос. Строительный, 15 VIII 1989.

Poa remota Forsell. Бореальный европейский вид. В бассейне Печоры самое северное местонахождение по р. Большой Сыне (Флора. . ., 1974). На окраине поля у шахты № 40 в ивняково-разнотравных группировках, 10 VIII 1988. Созревание семян.

Juncus compressus Jacq. Бореальный евразиатский вид. Ближайшее место произрастания — ж.-д. ст. Сивая Маска (р. Уса) (Флора. . ., 1976). У пос. Строительный на насыпи ж. д., место разгрузки фуража, 24 VIII 1990. Созревание семян.

Allium angulosum L. Бореальный евразиатский вид. Ближайшее место произрастания — долина р. Печоры, Подчерье, на заливных осоковых лугах (Флора. . ., 1976). На окраине ж.-д. ст. Аяч-Яха, в нарушенной ерниковой тундре, у развалин домов, 12 VIII 1988. Отцветал.

Polygonum persicaria L. Бореальный вид. Встречается редко как заносное сорное в Сывтывкаре и бассейне р. Сысолы (Флора. . ., 1976). Пос. Строительный на насыпи ж. д., место выгрузки фуража, у коровников пос. Совхозного и Строительного, 24 VIII 1990. Цвел.

Chenopodium rubrum L. Сорный вид. Встречается редко на сорных местах и вдоль ж. д. до ст. Сивая Маска (Флора. . ., 1976). Пос. Строительный на насыпи ж. д., место выгрузки фуража, 24 VIII 1990. Бутоны.

Sisymbrium loeselii L. Сорный бореальный евразиатский вид. По насыпям вдоль ж. д. доходит до ст. Абезь (Флора. . ., 1976). У полотна ж. д. в г. Воркуте, 8 IX 1987; 10 VIII 1988. Цветение — созревание семян.

Consolida regelis S. F. Gray. Плюризональный в основном европейский вид. Заносный сорняк, изредка встречается в посевах и около дорог в нескольких пунктах по Северной Двине, Ухте (Флора. . ., 1976). Пос. Строительный на насыпи ж. д., место выгрузки фуража, 24 VIII 1990. Цвел.

Reseda lutea L. Сорный, преимущественно лесостепной и степной вид. Ближайшее место произрастания в окр. г. Ухты (Флора. . ., 1976). Г. Воркута, Шахтерский р-н, на газоне у дома, 19 VIII 1990. Цвел.

Rubus idaeus L. Бореальный евразиатский вид. Самые северные местообитания в бассейне р. Печоры: долины рек Малой Кожвы, Сыни, Шугора (Флора. . ., 1976). Обитает в Припечорской части Малоземельской тундры (Арктическая. . ., 1984). Пос. Загородный на злаковой луговине у развалин дома, 10 VIII 1988. Вегетировал. 20 VIII 1990 плодоносил.

Potentilla heidenreichii Zimmet. Бореальный европейский вид. Доходит до ж.-д. ст. Сивая Маска (Арктическая. . ., 1984). На обочине дороги в г. Воркуте, 2 IX 1987. У пос. Воргашор, 11 VIII 1988. На насыпи ж. д. у пос. Строительный, 26 VIII 1988. Отцветал — созревание семян.

Astragalus danicus Retz. Лесостепной и степной евразиатский вид. Самые северные местонахождения вида в долинах рек Кожим, Косью, Адзьва (Флора. . ., 1976). У насыпи ж. д. в разнотравных группировках у шахты Комсомольская, 12 VIII 1988. В разнотравных группировках у тепличного хозяйства возле ТЭЦ-2, 7 VIII 1988. Цвел.

Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin. Бореальный евразиатский вид. Встречается в тундровой зоне на Канине и в верховьях р. Индиги (Арктическая. . ., 1980). На северо-востоке достигает среднего течения р. Печоры (Флора. . ., 1977). На насыпи ж. д. у пос. Строительный, 9 IX 1987; пос. Совхозный у скотного двора, 9 IX 1987; в ивняково-разнотравной тундре у пос. Западный, 12 VIII 1988. Созревание семян.

Anethum graveolens L. Как сорное растение вдоль ж. д. доходит до ст. Сивая Маска (Флора. . ., 1977). На территории тепличного хозяйства возле ТЭЦ-2, 8 IX 1987 и 12 VIII 1988. Бутоны.

Anagallis arvensis L. Плюризональный вид, заносный. Собран один раз в Архангельске (Флора. . ., 1977). Пос. Строительный на насыпи ж. д., место выгрузки фуража, 24 VIII 1990. Созревание семян.

Lithospermum arvense L. Заносный сорный вид. Вдоль ж. д. заходит в лесотундру до ст. Сивая Маска (Флора. . ., 1977). Возле пос. Совхозный, 12 VIII 1988. Отцветал.

Symphytum asperum Lepech. Вводится в культуру в некоторых южных и центральных районах Коми АССР (Флора. . ., 1977). У пос. Воргашор на краю поля, 9 IX 1987; возле пос. Совхозный, 12 VIII 1988. Отцветал — созревание семян.

Asperugo procumbens L. Бореальный сорный евразиатский вид. В 40—50-е годы появился на р. Усе у д. Макарихи (Флора. . ., 1977). В Арктической флоре этот вид не указан, хотя Е. В. Дорогостайская (1963, 1972) приводит его в списке заносных видов г. Воркуты и его окрестностей. Возле пос. Совхозный, 9 IX 1987; на территории тепличного хозяйства у ТЭЦ-2. Цветение — обсеменение.

Limosella aquatica L. Циркумполярный, «земноводный», широко распространенный в умеренной зоне вид. Ближайшее местонахождение в Арктике — Малоземельская тундра, среднее течение р. Неруты и устье р. Печоры (Арктическая. . ., 1980), в таежной зоне — бассейн Печоры, Усть-Уса (Флора. . ., 1977). У пос. Мульда на сыром глинистом наилке старой дороги, 10 IX 1989. По илистому берегу р. Воркуты у шахты Северной, 28 VIII 1990. Плодоношение.

Veronica officinalis L. Бореальный в основном европейский вид. Северная граница проходит по Вычегде и верхнему течению Печоры (Флора. . ., 1977). Зона отдыха шахты Северной в долине р. Воркуты, на тропинках в пойменных ивняках, 20 VIII 1990. Плодоношение.

Euphrasia parviflora Schag. Бореальный лугово-лесной европейско-скандинавский вид. Ближайшее место произрастания — по рекам Щугор, Косью, Уса (Адакщелье) (Флора. . ., 1977). В разнотравных группировках ивняковых аллей у ж.-д. вокзала г. Воркуты, 19 VIII 1990. Цветение — плодоношение.

Rhinanthus minor L. Бореальный европейский вид. В тундровую зону заходит на Кольском п-ове, в западной части побережья (Арктическая. . ., 1980). Ближайшее местонахождение вида на северо-востоке европейской части СССР находится в бассейнах рек Вычегды, Сысолы, Летки (Флора. . ., 1977). У пос. Строительный на разнотравно-злаковых луговинах, 12 VIII 1988. Отцветал — созревание семян.

Campanula glomerata L. Бореальный евразиатский вид. В европейском секторе Арктики как заносный известен с п-ова Рыбачий на западном Мурмане

(Арктическая. . ., 1987). Самое северное местонахождение на северо-востоке в бассейне р. Усы, у пос. Адак (Флора. . ., 1977). У поселков Северный, Комсомольский, Промышленный и у шахты № 17 в разнотравных группировках, 12 VIII 1988. Цвел.

Campanula patula L. Бореальный европейский вид. Ближайшее местонахождение — верховья р. Печоры, села Волосница и Порог (Флора. . ., 1977). В пос. Загородный у развалин дома на злаковой лужайке, 10 VIII 1988. Цвел.

Artemisia absinthium L. Плюризональный в основном европейский вид. Вдоль ж. д. доходит до ст. Сивая Маска (Флора. . ., 1977). В окрестностях поселков Строительный и Воргашор у полотна ж. д., на кромке поля, 15 VIII 1988. Созревание семян.

Arctium tomentosum Mill. Рудеральный и сорный вид. Самое северное местонахождение на северо-востоке вдоль дорог, в полях по Сысоле, Лузе, Летке (Флора. . ., 1977). На обочине дороги у пос. Северный, пос. Совхозный у коровников, 20 VIII 1988. Созревание семян.

Centaurea jacea L. Европейский бореальный вид. На Севере СССР известен лишь в населенных пунктах на мусорных местах. В Арктике встречается на Мурмане и Полярном Урале — ст. Полярный Урал (Арктическая. . ., 1987). На окраине поля у пос. Северный, 12 VIII 1988. Созревание семян.

Tragopogon orientalis L. Бореальный евразиатский вид. На насыпи ж. д. у пос. Строительный, 10 VIII 1989. Цвел.

Сведения об антропофильной флоре г. Воркуты и его окрестностей довольно полно приводятся в работах Е. В. Дорогостайской (1963, 1968, 1972), список заносных растений дан в книге О. В. Ребристой (1977). Со времени опубликования работ растительный покров в городе и его окрестностях существенным образом изменился. В начале 60-х годов естественная растительность подходила вплотную к городу и занимала в городе и поселках значительные площади. В поселках от домов к дорогам часто прокладывались мостки сквозь заросли кустарников, сырые осоковые низины, через болота. Воздействие человека на растительность в городе проявлялось в основном на улицах центральной части, где тундровая растительность была полностью уничтожена, а вместо нее созданы бульвары из ивы, газоны из злаков (Дорогостайская, 1963). Уничтожалась растительность у шахт при постройке дорог и прочих промышленных объектов. С пуском домостроительного комбината, цементного завода, ростом добычи угля продолжалось наступление человека на растительность тундры. Своего максимума эта деятельность достигла в 70—80-е годы. В это время ломается деревянная Воркута, уничтожаются отжившие свое старые поселки, строятся новые дома из железобетонных конструкций. Естественная растительность полностью вытесняется из города и поселков. Новые дворы и улицы засыпаются шлаком, а затем начинается благоустройство: на шлаке выстилается асфальт и закладываются газоны. Обычно они двух типов: либо это дернина, нарезанная в тундре, либо засеянные многолетними травами газоны. В последнее время в некоторых поселках с этой целью используется овес. Ликвидируются терриконы, порода идет на нужды строительства. Пустая порода, поднятая из шахт, высыпается в тундру и разравнивается бульдозерами ровным слоем, занятые ею площади постепенно увеличиваются. Постоянно растет территория, используемая под свалки.

В настоящее время происходит постепенное (но уже заметное) изменение всего природного комплекса в окрестностях г. Воркуты под влиянием дымогазовых и пылевидных выбросов промышленных предприятий. Накопление пыли в верхних горизонтах почвы вызывает изменение геохимической обстановки. Если тундровые почвы кислые, то при накоплении в верхних горизонтах пылевидных выбросов они становятся нейтральными или щелочными (в большей степени это связано с выпадением цементной пыли). Из растительного покрова выпадают лишайники, мхи, кустарнички (Кулиев, 1977). Уничтожение естественной растительности, изменение экологической обстановки, выразившееся в создании своего микроклимата, нарушении мерзлотного режима, увеличении продолжительности вегетационного периода за счет более раннего схода снега, чем в тундре, создали благоприятные условия для распространения антропофильной флоры, в частности для развития группировок с участием заносных видов растений.

На обследованной территории места концентрации заносных видов растений можно объединить в три крупные группы: местообитания, связанные со всякого рода отсыпками и выемками грунта; сельскохозяйственные угодья, свалки, скотные дворы; разной степени нарушенности участки тундровой растительности или при полном ее уничтожении новые растительные группировки на естественных грунтах.

В первой группе заносные растения вместе с видами-апофитами слагают в основном пионерные группировки у отвалов породы, на насыпях железной дороги и автомобильных дорог, линейных сооружений и др. Быстрота зарастания и флористическое богатство таких мест связаны с физико-географическими свойствами породы в насыпи или отсыпке и времени ее возникновения. Характерной особенностью грунтов (в основном шлак терриконов) является их хорошая водопроницаемость, аэрация, быстрое прогревание, скорое протаивание. В грунте мало питательных для растений веществ, часто присутствуют вредные, ядовитые соединения. Поэтому зарастание их идет крайне медленно. В начальной стадии зарастания преобладают группировки с сильно разреженным (отдельные далеко отстоящие друг от друга растения) травостоем, затем постепенно создаются травостои разной степени сомкнутости — от одновидовых, например заросли *Tripleurospermum phaeocephalum, Descurainia sophia, Chamaerion angustifolium*, до многовидовых с участием большого числа заносных видов, таких как *Barbarea arcuata, B. stricta, Erysimum cheiranthoides, Capsella bursa-pastoris*. В этой группировке преобладают виды семейств крестоцветных и сложноцветных.

Во второй группе заносные растения образуют чистые заросли на стадии пионерных группировок у скотных дворов на кучах навоза, либо входят в состав разной степени нарушенности тундровой растительности на окраинах полей, или принимают участие в сложении агрофитоценозов. Грунт в первом случае богат органикой, соединениями, легко усваиваемыми растениями, отличается легким механическим составом, рыхлостью, хорошей аэрацией, активной жизнедеятельностью микроорганизмов. Все это создает здесь благоприятные условия для развития заносных видов растений самых разных экологических групп, таких, например, как степные *Reseda lutea, Camelina macrocarpa*, лесостепные *Lithospermum arvense, Berteroa incana*, лесные *Galeopsis bifida, Agropyron repens, Trifolium repens*. Виды местной флоры встречаются в небольшом количестве и довольно редко, привязаны к пятнам тундровых почв или эрозионным формам, где обнажаются суглинки. Часто на кучах навоза развиваются одновидовые группировки *Asperugo procumbens, Agropyron repens, Cirsium setosum, Stellaria media*. Для этих местообитаний трудно выделить преобладающие семейства. На полях агрофитоценозы формируются на тундровых грунтах. Поля постоянно удобряются минеральными, органическими удобрениями, известкуются. Под влиянием внесения удобрений меняется химический состав и физические свойства грунтов. С семенным материалом поступает большое количество семян сорных растений в основном из семейства крестоцветных: *Raphanus raphanistrum, Sisymbrium polymorphum, Thlaspi arvensis, Neslia paniculata, Sinapis arvensis, Lepidium ruderale*. Удобрения с талыми водами частично сносятся с полей, попадая в пограничные с полями сообщества. Под воздействием веществ, сносимых с полей, изменяется химический состав тундровых почв, что отражается на растительности. В тундровых сообществах отмирают лишайники, мхи, уменьшается видовое разнообразие в травяном ярусе. В нарушенные сообщества легко проникают заносные виды, преобладают такие, как *Avena sativa, Vicia tenuifolia, V. hirsuta, Medicago* sp., *Bromus arvensis, Agrostis tenuis, Achillea ptarmica.*

В третьей группе заносные виды с видами местной флоры образуют смешанные группировки разной степени сомкнутости. Они развиваются на тундровых грунтах, суглинках разного механического состава. Приурочены эти местообитания к развалинам домов, пустырям, обочинам дорог и т. д. Преобладающими для них будут виды: *Trifolium repens, T. pratensis, Poa annua, Ranunculus acer, Agropyron repens, Stellaria media.*

Дальнейшее распространение заносных видов растений в окрестностях г. Воркуты будет связано с усилением комплексного воздействия хозяйственной деятельности человека на растительный покров тундры. Результатом этого воздействия станет ослабление внутренних связей в пограничных сообществах, а затем и отмирание наиболее уязвимых их компонентов. Как показывает опыт, заносные виды не выносят конкуренции, и как только начинают восстанавливаться тундровые сообщества — они исчезают. Например, при прекращении выпаса скота на некоторых участках поймы р. Воркуты через 2 года там перестали встречаться *Plantago media* и *Ranunculus sceleratus*, вытесненные уже не стравливаемой и не вытаптываемой луговой растительностью. При обустройстве зон отдыха в долине р. Воркуты (отсыпка постоянных дорожек, оборудование мест отдыха и т. п.) была снижена рекреационная нагрузка на пойменные луговины, ранее вытаптываемые до голого грунта. В результате последующего восстановления лугов злаки вытеснили *Plantago major* и *Matricaria matricarioides.* Особенно неблагоприятно для заносных видов восстановление мохового покрова. Вслед за ним восстанавливается и мерзлотный режим, семена не могут прорасти сквозь толщу моховой подстилки, и всходы гибнут, возможно, семена теряют всхожесть. Существование заносных видов напрямую связано с постоянным воздействием человека на растительный покров. При прекращении такого воздействия заносные виды вытесняются из сообществ; при постоянной антропогенной нагрузке такие группировки могут существовать длительное время. Например, вдоль откосов железных дорог и автодорог, возле поселков, где периодически выпасают скот, уже не менее 10 лет существуют ивняково-разнотравные группировки с участием *Trifolium repens, T. pratense, Galium mollugo, Astragalus danicus, Achillea ptarmica, Carum carvi, Leucanthemum vulgare.* На окраинах поселков постоянно имеет место рекреационное воздействие. Результатом вытаптывания стало изреживание кустарникового яруса, исчезновение мохово-лишайникового покрова, развитие сети тропинок, распространение заносных видов. С густой сетью тропинок у старых поселков, железнодорожных полустанков связано разрастание таких видов, как *Matricaria inodora, Plantago major, P. lanceolata, Capsella bursa-pastoris, Poa annua, Rorippa palustris.* С разрушением старых поселков снимается механическое воздействие на растительный покров, тропинки начинают зарастать, через несколько лет исчезают заносные виды растений, развиваются злаковые луговины.

Существуют два пути проникновения заносных видов в регион — водный и вдоль железной дороги. В начальный период промышленного развития в 30-е годы основным был водный путь. Естественное распространение заносных видов и весь поток грузов шли по долинам рек. Со строительством железной дороги водный путь утрачивает свое значение, и ведущее положение занимает железная дорога. Заносные виды распространяются по насыпи железной дороги, либо завозятся с фуражем, продуктами или семенным материалом.

К настоящему времени значительная часть заносных видов акклиматизировалась к местным условиям и за вегетационный период проходит весь цикл сезонного развития, продуцируя достаточное количество семян для выживания вида, например *Senecio vulgaris, Sinapis arvensis, Galium mollugo, Plantago lanceolata, Carum carvi, Trifolium.* Однако некоторые растения в холодные годы не успевают закончить весь цикл развития, а другие вообще не вегетируют и появляются на следующий год.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—9. М.; Л.: Наука, 1960—1986. — *Дорогостайская Е. В.* Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 7. С. 1015—1021. — *Дорогостайская Е. В.* Антропофильная флора Крайнего Севера СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 11. С. 1580—1587. — *Дорогостайская Е. В.* Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972. 172 с. — *Кулиев А. Н.* Влияние запыленности на растительность тундры в окрестностях города Воркуты // Научные основы охраны природы. М.: Изд-во ВНИИ природы, 1977. Вып. 5. С. 22—28. — *Ребристая О. В.* Флора Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Т. 1—4. Л.: Наука, 1974—1977.

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт охраны природы
и заповедного дела,
Москва.

Получено 23 III 1990.

УДК 581.9.(571.56)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

К. А. Волотовский

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ АЛДАНСКОГО НАГОРЬЯ И СТАНОВОГО ХРЕБТА (ЮЖНАЯ ЯКУТИЯ)

K. A. VOLOTOVSKY. THE NEW AND RARE SPECIES OF THE FLORA OF THE ALDAN UPLAND AND THE STANOVOY MOUNTAIN RANGE (THE SOUTHERN YAKUTIA)

Сообщаются сведения о 75 таксонах сосудистых растений, редких для флоры Алданского нагорья и Станового хребта.

Исследования, проведенные в 1988—1989 гг. на Алданском нагорье и Становом хребте, принесли новые флористические находки. Впервые для Якутии приводятся 14 видов сосудистых растений (отмечены в тексте звездочкой). Для некоторых видов рекомендованы категории редкости, принятые в «Красной книге ЯАССР» (1987): IIIб — эндемики Северо-Востока Азии, IIIв — редкие во всем ареале, IIIг — редкие только в Якутии. К IV категории относились виды, известные ранее только по старым указаниям, требующим проверки. Двенадцать видов, довольно обычные в некоторых районах республики, в Южной Якутии ранее не были известны. Остальные — редкие виды, обнаруженные в новых пунктах. Материал хранится в Гербарии Института биологии СО АН СССР (г. Якутск), часть дублетов передана в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Главного ботанического сада АН СССР (MW). Благодарю Б. А. Юрцева, А. К. Скворцова и Н. В. Фризена за помощь в определении некоторых видов.

1. *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy. Каменно-березовые леса вейниково-разнотравные на западе Станового хр., кряже Зверева и на Томмотской гряде. Поскольку вид известен уже из 4 пунктов Южной Якутии, он должен быть переведен из IV в IIIг категорию редкости.

2. *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt. Каменно-березовый лес разнотравно-вейниковый у русла р. Средняя Унгра (кряж Зверева). Достоверно известен у нас еще только из окрестностей пос. Чагда. IIIг.

3. *Cryptogramma raddeana* Fomin. Редко, на влажных щебнистых участках склонов в подгольцовом поясе кряжа Зверева и Томмотской гряды. В Якутии известен также с хр. Токинский Становик и Верхоянского (Волотовский, 1987, 1989). IIIв.

4. *Polypodium virginianum* L. В трещинах гранитных скал в таежном поясе Джиендинского хр. (р. Идюм) и Томмотской гряды (устье р. Холодной).

5*. *Botrychium boreale* Milde. Прибрежные ивняки в истоке р. Кабактан (запад Станового хр.), аянскоелово-лиственничный разнотравно-вейниковый лес на пойменной террасе в верховье р. Курунг (Томмотская гряда). IIIг.

6. *B. robustum* (Rupr.) Underw. Разнотравно-злаковый луг на карбонатном аллювии в верховье р. Орто-Салаа (25 км к югу от г. Алдана). В Якутии известен из этого же района и окрестностей р. Крестовой (р. Лена близ устья р. Витим).

7. *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Контур северо-западной границы ареала этого вида стал более ясен: изолированные массивы ельников обнаружены в верховье р. Сред. Ларба на Становом хр. (Манько и др., 1977), на гольцах Холодникан близ пос. Иенгра и Беркакит близ пос. Беркакит, в верхнем течении р. Нерюнгра, в низовье р. Чульман, в верхнем течении р. Дурай, в восточной половине Томмотской гряды и на р. Алдан в устье р. Тимптон (Поварницын, 1933). В западной части Томмотской гряды, на кряже Зверева и хр. Западные Янги ель аянская отсутствует. Причины, ограничивающие ее дальнейшее продвижение на запад, остаются неясными.

8*. *P. obovata* Ledeb. var. *caerulea* Malysch. Вдоль мелкодолинных речек северо-восточной части Нимныро-Ыллымахского плоскогорья в составе еловых редин и редколесий. Растет обычно близ верхней границы леса на высотах 900—1000 м над ур. м. на гранитах совместно с обычной формой ели, но значительно реже ее. Отличается высокой декоративностью. Необходимы испытания как перспективной породы для озеленения населенных пунктов Южной Якутии. Ранее была известна из Кузнецкого Алатау, Алтая (var. *altaica* Tepl.), Тувы (Коропачинский, 1983), Восточного Саяна и Хамар-Дабана. Рекомендована к государственной охране (Редкие. . ., 1980). IIIв.

9. *Ephedra monosperma* C. A. Mey. Нередка в петрофитных степях на крутых солнечных склонах и на песчано-галечниковых отмелях в низовьях рек Алгама, Гонам, Гыным, в среднем и нижнем течении р. Учур. Для Южной Якутии не приводилась.

10. *Scheuchzeria palustris* L. Низинное топяноосоково-сфагновое болото на зарастающем оз. Малом Ирисовом близ устья р. Чульман. Известна также из устья р. Учур и с Лено-Вилюйского водораздела (Красная книга. . ., 1987).

11. *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. Лисохвостово-ивково (*Salix turczaninowii*)-моховая хионофильная тундра на главном водоразделе кряжа Зверева, 1900 м абс. выс. Очень редкое в Южной Якутии сообщество, близкое по составу и строению к аналогичным вариантам арктических тундр (Александрова, 1963; Юрцев, 1964; Основные. . ., 1987). Для Южной Якутии вид не приводился, и вообще в горах юга Сибири встречается довольно редко.

12*. *Agrostis scabra* Willd. Обильно вдоль сырых дорожных колей в окрестностях метеостанции Токо. Вероятно, заносный вид.

13. *Calamagrostis korotkyi* Litw. subsp. *turczaninowii* Tzvel. Нередок в петрофитных степях на р. Идюм (бассейн р. Учур). Поднимается до подгольцового пояса, где растет в трещинах скал и на сухих щебнистых склонах.

14. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. subsp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve. У русел ключиков на высокогорных сфагновых болотах кряжа Зверева. Редкий для Станового нагорья подвид, находящийся здесь у южной границы ареала. Для Южной Якутии приводится впервые.

15. *Festuca chionobia* Egor. et Sipl. Щебнистые и мелкоземистые участки склонов, трещины скал в подгольцовом поясе кряжа Зверева, 1600 м абс. выс. IIIг.

16. *Baeothryon uniflorum* (Trautv.). Egor. Каменистые склоны в верхней части таежного пояса, дриадово-кобрезиево-лишайниковые тундры; нередко в значительном обилии. Облигатный кальцефил. Водораздел рек Селигдар и Якокит, хр. Западные Янги. Для Южной Якутии не приводился.

17. *Eriophorum humile* Turcz. ex Steud. Круглоосоково-сфагновые высокогорные болота на кряже Зверева, 1800—1900 м абс. выс. IIIг.

18. *Scirpus maximowiczii* Clarke. Там же, где предыдущий вид. IIIг.

19*. *S. radicans* Schkuhr. Берег старичного озера в низовье р. Идюм близ устья р. Джёс. IIIг.

20. *Carex bicolor* All. Карбонатные галечники р. Бердякит на хр. Кет-Кап. В Восточной Сибири редок. В Южной Якутии явно тяготеет к карбонатным породам, известен также из окрестностей пос. Верхняя Ямга (коллектор А. К. Коноровский).

21. *C. brunnescens* (Pers.) Poir. Редко, в хионофильных тундрах, в сырых моховых листвягах, на низинных болотах в верхней части таежного пояса. Запад Станового хр., хр. Западные Янги, кряж Зверева.

22. *C. buxbaumii* Wahlenb. Низинное волосистоплодноосоково-дрепанокладусовое болото, питаемое жесткими водами в истоке р. Орто-Салаа (25 км к югу от р. Алдана). Очень редкое в Восточной Сибири растение. В Якутии известно также из устья р. Бирюк в Олекминском р-не (коллектор М. Н. Караваев) и с северо-запада Якутии (Лукичева, 1963). IIIг.

23. *C. laxa* Wahlenb. Топяноосоково-дрепанокладусовое низинное болото на террасе оз. Большое Токо, 908 м абс. выс. В Якутии известна также из низовьев рек Оленека и Колымы (близ пос. Черский). IIIв.

24. *C. trautvetteriana* Kom. Обычна на обнажениях карбонатных пород в таежном поясе (р. Алдан ниже г. Томмота, 400 м абс. выс.), в дриадово-кобрезиево-лишайниковых и кобрезиево-моховых тундрах на карбонатных пенепленах хр. Западные Янги (близ г. Эвота, 1280 м абс. выс.).

25*. *Luzula camtschadalorum* (Sam.) Gorodk. ex Kryl. Преимущественно сырые моховые тундры, а также близ снежников на хр. Токинский Становик и кряжа Зверева, 1700—1900 м абс. выс.

26*. *L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake. Там же, где предыдущий вид, хр. Токинский Становик, 1700—2000 м абс. выс.

27*. *Allium maackii* (Maxim.) Prokh. et Kom. Редко, в трещинах скал таежного пояса хр. Токинский Становик.

28. *Herminium monorchis* (L.) R. Br. Среди разнотравья на сыром заиленном берегу р. Бердякит (хр. Кет-Кап). Для Южной Якутии не приводился.

29. *Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl. Низинные осоково-сфагновые болота надпойменной террасы р. Чульман близ устья.

30. *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey. На крупногалечниковых террасах по окраинам наледных полян образует рощи (совместно с *S. rorida* Laksch.), сходные по составу и строению нижних ярусов с чозениевыми. Деревья достигают 18 м выс. Кряж Зверева: верховья рек Самокит, Правая и Средняя Унгра, до 980 м абс. выс.

31. *S. dschugdschurica* A. Skvorts. Среди кустарников вдоль заболоченных берегов ручьев в таежном поясе хр. Токинский Становик.

32. *S. nummularia* Anderss. Обычна на щебнистых участках горных тундр на обдуваемых водоразделах кряжа Зверева, 1800—1900 м абс. выс. В Южной Якутии была известна только с хр. Токинский Становик (Скворцов, 1968).

33. *S. phlebophylla* Anderss. Щебнистые тундры на обдуваемых гребнях водоразделов хр. Токинский Становик, 1800—1950 м абс. выс. Юго-Западная граница ареала. IIIг.

34. *Parietaria micrantha* Ledeb. Обильно на сыром мелкоземе в тенистых нишах гранитных скал в устье р. Холодной (левый приток р. Большой

Ыллымах), 420 м абс. выс. Ранее была найдена в 2 пунктах Южной Якутии на карбонатных породах (Красная книга. . ., 1987).

35. *Polygonum ajanense* (Regel et Til.) Grig. Обдуваемые щебнистые участки гребней гор в гольцовом поясе, реже спускается в подгольцовый. Изредка на западе Станового хр., кряже Зверева, Томмотской гряде, Западных Янгах.

36*. *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. Сырой мелкозем у берега ключика близ верхней границы леса на хр. Токинский Становик, 1525 м абс. выс. IIIв.

37. *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. На кряже Зверева и Томмотской гряде по берегам ключиков в верхней части таежного пояса. Нередок.

38*. *Cerastium cerastoides* (L.) Britt. На мокром мху у русел ключиков в еловом редколесье у верхней границы таежного пояса на кряже Зверева, 1240 м абс. выс. Ранее ошибочно указывался М. Н. Караваевым (1958:95) для Центральной Якутии (Арктическая. . ., 1971:35). Северо-восточная граница ареала. IIIг.

39. *Arenaria redowskii* Cham. et Schlecht. Дриадово-кобрезиево-лишайниковые тундры на карбонатных пенепленах хребтов Кет-Кап и Западные Янги. Наши находки устраняют дизъюнкцию между Становым нагорьем и хр. Джугджур.

40*. *Spergularia rubra* (L.) C. et J. Presl. Редко на оголенном пересыхающем грунте дорог у метеостанции Токо. Заносное, натурализовавшееся.

41*. *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link. Доминант альпийских лугов на кряже Зверева. Северо-восточная граница ареала. IIIг.

42. *Saxifraga lactea* Turcz. Береговые обрывы известняковых скал на р. Идюм в 33 км ниже устья р. Мулам. В трещинах и на влажном мелкоземе.

43. *S. merckii* Fisch. ex Sternb. Хионофильные моховые тундры на кряже Зверева. IIIг.

44. *S. staminosa* Schlothgauer et Worosch. Береговые обрывы известняковых скал на р. Идюм на всем протяжении ниже устья р. Мулам. Найдена также на склоне коренного берега, сложенного архейскими кристаллическими породами — на гилокомиевом коврике в листвяге с примесью аянской ели. IIIб.

45. *Dryas crenulata* Juz. var. *subholophylla* Jurtz. Доминант дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундр на карбонатных пенепленах хребтов Кет-Кап и Западные Янги (совместно с типичной разновидностью).

46*. *D. sumneviczii* Serg. Разнотравно-дриадово-моховая группировка под выступом известняковых скал в 27 км к югу от г. Алдана, 1030 м абс. выс. Гораздо чаще и массово встречаются гибриды *D. sumneviczii* Serg×*viscosa* Juz. в подгольцовом и нижней части гольцового пояса на карбонатных породах Томмотской гряды, хребтов Западные Янги и Кет-Кап. Обитает на более оснеженных и увлажненных участках, нежели *D. crenulata, D. viscosa* и *D. punctata* Juz. IIIг.

47. *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda. Редко, на сырых лугах вдоль всей трассы Амуро-Якутской магистрали от пос. Нагорного до окрестностей г. Алдана. Заносный вид. Цветет со второй половины августа, семена не вызревают.

48. *Sibbaldia procumbens* L. Обнаружена на всех хребтах Алданского нагорья, где имеются следы оледенения: Токинском Становике, Западной части Станового, Алдано-Учурском, на Западных Янгах, Томмотской гряде, кряже Зверева. Растет на мелкоземистых участках склонов под скальными выступами, на сырых щебнистых берегах ручьев, в составе альпийских лугов, нередко доминирует у снежников. В подгольцовом и гольцовом поясах, 1150—1900 м абс. выс.

49*. *Trifolium eximium* Steph. ex DC. Отмечен на бечевниках р. Идюм в таежном поясе. Ранее был известен со Станового нагорья близ границы с Якутией (р. Калар). Северо-восточная граница ареала. IIIг.

50. *Astragalus tugarinovii* Basil. Нередок на хр. Токинский Становик на сухих скалистых склонах, а также на пойменных галечниках рек Мулам, Идюм, Алгама, Учур. Для Южной Якутии ранее не указывался. Юго-западнее сме-

няется близкородственным южно-сибирским видом *A. kaufmannii* Kryl., в Якутии пока не обнаруженным (Арктическая. . ., 1986).

51. *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. subsp. *janensis* Jurtz. Обычен на карбонатных породах в дриадово-кобрезиево-лишайниковых и разнотравно-дриадово-моховых тундрах на стыке подгольцового и гольцового поясов, 1040—1280 м абс. выс. Хребты Кет-Кап, Западные Янги, исток р. Орто-Салаа в 25 км к югу от г. Алдана. Один из немногих эндемиков Верхояно-Колымской горной страны, проникающей на Алданское нагорье. Типовой подвид обычен на пойменных галечниках всех рек.

52. *Hedysarum dasycarpum* Turcz. Петрофитная разнотравно-полынно-пырейная степь на крутом склоне р. Идюм в 30 км ниже устья р. Мулам. На Алданском и Становом нагорьях встречается редко, находится у южной границы ареала.

53. *Braya siliquosa* Bunge. Петрофитная разнотравно-осоково-дриадовая «тундростепь» на карбонатной щебенке юго-западного склона коренного берега р. Алдан в 7 км ниже г. Томмота, 400 м абс. выс. Дриадово-кобрезиево-лишайниковые тундры на вершинах карбонатных пенепленов хр. Кет-Кап, 1200—1260 м абс. выс. По количеству стеблевых листьев (3—5, а не 1—3) и вытянутости стрелок в период плодоношения уклоняется к *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz. Последний вид у нас пока не найден. Переходные формы между ними отмечены также на Становом нагорье, вероятно, обусловленные интрогрессивной гибридизацией (Высокогорная. . ., 1972).

54. *Viola dactyloides* Schult. Лиственнично-еловый бруснично-разнотравный лес на крутом (40°) южном склоне, сложенном известняками на р. Идюм в 30 км ниже устья р. Мулам, 630 м абс. выс.

55. *Angelica saxatilis* Turcz. ex Ledeb. Нередко, на субальпийских лугах по всему нагорью (хребты Алдано-Учурский, Токинский Становик, Западные Янги, запад Станового, кряж Зверева, Томмотская гряда).

56. *Armeria maritima* (Mill.) Willd. var. *labradorica* (Wallr.) Lawrense. Редко, в дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундрах на карбонатных пенепленах хр. Кет-Кап. Для Южной Якутии не приводилась.

57. *Gentiana glauca* Pall. Нередко, в ерниках по мелкодолинным речкам и в еловых редколесьях ерниковых у верхней границы леса на Нимныро-Ыллымахском плоскогорье и кряже Зверева. На карбонатных породах не отмечена.

58. *G. uniflora* Georgi. Нередко, у верхней границы леса и в подгольцовом поясе на карбонатных породах от хр. Западные Янги до окрестностей г. Томмота. Изолированно найдена в сходных местообитаниях на хр. Кет-Кап (северо-восточная граница ареала).

59. *Nonea rossica* Steven. Торфяная залежь на полях совхоза Алексеевского близ г. Томмота. Заносное.

60. *Eritrichium* aff. *ochotense* Jurtz. et Khokhr. Редко, в дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундрах на карбонатных пенепленах хр. Кет-Кап. От типичных образцов (Хохряков, Юрцев, 1975) отличается более короткими и узкими стеблевыми и прикорневыми листьями; стеблевые листья многочисленные (8—10, а не 3—4); венчики до 6 мм в диам. (а не 6—10 мм). Приводим описание орешков, отсутствующее в диагнозе. Орешки голые, кубарчатые, с крутыми ребристыми боками, около 1.2 мм выс., с нескошенной спинкой, покрытой мельчайшими бугорками, с хорошо развитой коронкой из длинных, загнутых на спинку, зазубренных щетин и узких зубцов, нередко с цепкими крючочками на конце. Плодоносит с середины августа до начала сентября. IIIб.

61. *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC. Изредка, в сырых замшелых лиственягах и аянских ельниках на хр. Токинский Становик и р. Идюм; иногда выходит на пойменные галечники. Следует перевести из IV категории в IIIв.

62. *Limosella aquatica* L. Сырой мелкозем отвалов на дражных полигонах, илистые берега озер в окрестностях пос. Нагорного и в верховье р. Кабактан (запад Станового хр.). IIIв.

63. *Pedicularis adamsii* Hult. Кроме известной ранее точки близ г. Эвоты найден на хр. Токинский Становик в кустарничковой мохово-лишайниковой тундре на выходах туфов, 1700 м абс. выс. В Южной Якутии очень редок.

64. *P. kolymensis* Khokhr. На низинных болотах у подножия хребтов Токинский Становик и Станового (пойма р. Тимптон у пос. Нагорного), 800—915 м абс. выс. К югу и юго-западу замещается близким видом — *P. wlassowiana* Stev. IIIб.

65. *P. tristis* L. Обычен в дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундрах на карбонатных пенепленах хр. Кет-Кап, реже спускается в таежный пояс. Ближайшее местонахождение — окрестности пос. Верхняя Ямга, также на карбонатных породах.

66. *Valeriana ajanensis* (Regel et Til.) Kom. Изучение гербарного материала по ряду *Officinales* Grubov показало, что на большей части Алданского нагорья распространен именно этот вид валерианы, отличающийся от *V. officinalis* s. str. главным образом длинными узкими фиолетовыми прицветничками, лишенными ресничек (или с единичными ресничками у основания). Признаки, отличающие этот вид от *V. fasciculata* Worosch. et Gorovoi — 8—10 пар заостренных (а не 3—6 притупленных) долей листьев, весьма рыхлое соцветие с чисто белыми гвоздевидными венчиками (а не плотное, с розово-лиловыми воронковидными), — весьма вариабельны, в том числе и в окрестностях пос. Аян (locus classicus), что признает и один из авторов вида, допуская выделение *V. fasciculata* в ранге подвида *V. ajanensis* (Ворошилов, 1982). Нередка на лугах, по берегам рек, на скалистых склонах в таежном и подгольцовом поясах по всему нагорью.

67. *Adenophora jacutica* Fed. Нередок в лиственничных и сосновых лесах на различных по составу породах в среднем и нижнем течении р. Учур. На хр. Кет-Кап форма листьев широко варьирует от удлиненно-обратнояйцевидных или ромбических (5.5—6.5 см. дл., 2—2.5 см шир.) до линейно-ланцетных (12 см дл., 0.7 см шир.) со всеми переходами в условиях совместного произрастания. Число и глубина вреза зубцов также колеблются по всему ареалу. Учитывая, что форма листьев и характер их зубчатости являются основными признаками, отличающими этот вид от *A. sublata* Kom. (Флора СССР, 1957), их взаимоотношения требуют дополнительных исследований на массовом материале. Возможно, *A. jacutica* является лишь подвидом дальневосточного *A. sublata.* Форма прикорневых листьев годичных побегов (в диагнозе не описана) отличается от формы стеблевых: они круглые, 3—4 см дл. и такой же ширины, в основании сердцевидные, по краю крупнозубчатые, на черешках от 10 см/дл.

68. *Frigeron silenifolius* (Turcz.) Botsch. Редко, на песчано-галечниковых отмелях в низовьях рек Алгамы, Гонама и в среднем течении р. Учур. Ближайшие местонахождения — окрестности пос. Верхняя Амга и Становое нагорье (Высокогорная. . ., 1972).

69. *Leontopodium antennarioides* Socz. Бечевник в среднем течении р. Учур в 7 км выше метеостанции Чюльбю. IIIг.

70. *Dendranthema xeromorphum* Khokhr. Сухие каменистые склоны и щебнистые бровки террас карбонатных пенепленов на хр. Кет-Кап, от верхней части таежного до подгольцового пояса, 1000—1280 м абс. выс. IIIб.

71. *Legularia sibirica* (L.) Cass. Опушки пойменных ивняков и ольховников на реках Мулам, Идюм; среди разнотравья у ручья, впадающего в р. Тимптон напротив устья р. Чульман. Должен быть переведен из IV в IIIг категорию редкости.

72. *Saussurea congesta* Turcz. subsp. *poljakovii* (Glehn) Lipsch. Лужайка под снежником на гольце Эвота, 1340 м абс. выс. IIIг.

73. *S. hypargyrea* Lipsch. et Vved. Обычна в дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундрах на вершинах карбонатных пенепленов хребтов Западные Янги и Кет-Кап.

74. *S. pseudoangustifolia* Lipsch. Среди разнотравья вдоль ручьев, в лиственнично-еловых лесах, на лужайках в подгольцовом поясе, в дриадово-кобрезиево-лишайниковых тундрах. Облигатный кальцефил. Верховья р. Орто-Салаа в 25 км к югу от г. Алдана, хребты Западные Янги и Кет-Кап. Известна также из окрестностей пос. Улуу в бассейне р. Амги (коллектор В. М. Михалева). IIIб.

75*. *Hieracium* aff. *onegense* Norrl. Редко, вдоль лесных дорог и на отвалах дражных полигонов от верховьев р. Орто-Салаа до ключа Таежного (25—30 км к югу от г. Алдана). От типичных экземпляров отличается редким звездчатым опушением верхней стороны листьев. Видимо, заносное, натурализовавшееся. Семена вызревают уже к середине августа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности острова Большого Ляховского // Новосибирские острова. Л.: Мор. транс., 1963. С. 6—36. — *Арктическая* флора СССР. Л.: Наука, 1971. Вып. 6. 247 с.; 1986. Вып. 9. 188 с. — *Волотовский К. А.* Редкие виды сосудистых растений Усть-Вилюйского заказника и их охрана // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Уфа: Изд-во БНЦ УО АН СССР, 1987. С. 63. — *Волотовский К. А.* Флористические находки в юго-восточной Якутии // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 418—425. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Высокогорная* флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с. — *Караваев М. Н.* Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 192 с. — *Коропачинский И. Ю.* Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 383 с. — *Красная книга* Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 247 с. — *Лукичева А. Н.* Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 168 с. — *Манько Ю. И., Ворошилов В. П., Сидельников А. Н.* Ель *Picea ajanensis* s. l. на северо-западной границе своего распространения // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 15—27. — *Основные* особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск: Изд-во Якут. фил. СО АН СССР, 1987. 155 с. — *Поварницын В. А.* Леса долины р. Алдана от г. Томмота до устья р. Учура // Тр. Ин-та по изучению леса АН СССР. Л., 1933. Т. 1. С. 155—231. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Флора СССР.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. 502 с. — *Хохряков А. П., Юрцев Б. А.* Новый вид *Eritrichium* (*Boraginaceae*) из Колымского нагорья // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 4. С. 506. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята // Растительность СССР и зарубежных стран. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 16. С. 3—82.

Якутский институт биологии
СО АН СССР,
Якутск.

Получено 10 IV 1990.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582 : 576.312.3(470.13)

© 1991 г.

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов, З. Г. Улле

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (КОМИ АССР)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV, Z. G. ULLE. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE PECHORO-ILYCHSKY RESERVATION (KOMI ASSR)

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L., 2n=36. Правый берег р. Ыджид-Ляга, 5 км к юго-востоку от впадения в р. Илыч, 2 VII 1989, № Ах 3, Сердитов, Улле.[1]

Alliaceae

Allium schoenoprasum L., 2n=16. Левый берег р. Илыч, между устьями рек Ыджид-Ляга и Ичет-Ляга, 9 VII 1989, № Al 5, Сердитов, Улле.

Asteraceae

Achillea millefolium L., 2n=36. Правый берег р. Ыджид-Ляга у впадения в р. Илыч, 25 VI 1989, № At 92, Сердитов, Улле; левый берег р. Илыч, 6 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 24 VII 1989, № At 116, Сердитов, Улле. 2n=36, 54. Левый берег р. Илыч, кордон Усть-Ляга, 3 VIII 1989, № At 129, Сердитов, Улле.

Antennaria dioica (L.) Gaertn., 2n=28. Правый берег р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 2 VII 1988, № At 164, Лавренко, Сердитов, Улле; правый берег р. Ичет-Ляга, 2 км к востоку-северо-востоку от ее впадения в р. Илыч, 23 VI 1989, № At 165, Сердитов, Улле.

Artemisia vulgaris L., 2n=16. Левый берег р. Илыч, 4 км к западу-юго-западу от впадения р. Ыджид-Ляга, 21 VII 1989, № At 112, Сердитов, Улле.

Aster alpinus L., 2n=18. Левый берег р. Илыч, 4 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 26 VI 1989, № At 93, Сердитов, Улле.

A. sibiricus L., 2n=18. Левый берег р. Илыч, 3 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 12 VII 1989, № At 104, Сердитов, Улле.

Cacalia hastata L., 2n=60. Правый берег р. Ыджид-Ляга, у ее впадения в р. Илыч, 28 VII 1989, № At 126, Сердитов, Улле.

Cirsium heterophyllum (L.) Hill, 2n=34. Левый берег р. Ук-Ю, 4 км к востоку-северо-востоку от ее впадения в р. Илыч, 15 VII 1968, № At 168, Лавренко, Сердитов, Улле.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми научного центра УрО АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

C. oleraceum (L.) Scop., 2n=34. Западный макросклон хр. Нерим-Из, 10 км к востоку от устья р. Ук-Ю, 18 VII 1988, № At 169, Лавренко, Сердитов, Улле.

C. heterophyllum×*C. oleraceum*, 2n=34. Водораздел рек Ук-Ю и Нерим-Ю, 7 км к востоку от устья р. Ук-Ю, 28 VII 1988, № At 171, Лавренко, Сердитов, Улле.

Crepis paludosa (L.) Moench, 2n=12. Левый берег р. Ичет-Ляга, 6 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 10 VII 1989, № At 102, Улле, Сердитов.

C. sibirica L., 2n=10. Правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 9 VII 1989, № At 101, Улле, Сердитов.

Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvel., 2n=54. Левый берег р. Илыч, 5 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 24 VII 1989, № At 121, Сердитов, Улле.

Erigeron acris L., 2n=18. Левый берег р. Ыджид-Ляга, 5 км к юго-востоку от ее впадения в р. Илыч, 2 VII 1989, № At 95, Сердитов, Улле; ручей Ыджид-Сотчем-ёль, 13 км к северу от устья р. Ыджид-Ляга, 5 VII 1989, № At 98, Сердитов, Улле; левый берег р. Илыч, 4 км к западу-юго-западу от впадения р. Ыджид-Ляга, 21 VII 1989, № At 111, Улле, Сердитов.

E. silenifolius (Turcz.) Botsch., 2n=18. Левый берег р. Ичет-Ляга, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 31 VII 1989, № At 125, Сердитов, Улле.

Inula salicina L., 2n=16. Левый берег р. Илыч, 6 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 24 VII 1989, № At 117, Сердитов, Улле.

Lactuca sibirica (L.) Benth. ex Maxim., 2n=18, 36. Правый берег р. Ыджид-Ляга, 1 км к юго-юго-востоку от ее впадения в р. Илыч, 28 VII 1989, № At 122, Сердитов, Улле.

Leucanthemum vulgare Lam., 2n=36. Правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 9 VII 1989, № At 100, Сердитов, Улле.

Ligularia sibirica L., 2n=60. Левый берег р. Ичет-Ляга, 6 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 10 VII 1989, № At 103, Сердитов, Улле.

Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. et F. Schultz, 2n=56. Левый берег р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 28 VII 1988, № At 170, Лавренко, Сердитов, Улле.

Petasites radiatus (J. F. Gmel.) Toman, 2n=60. Р. Ичет-Ляга у впадения в р. Илыч, 22 VI 1989, № At 91, Сердитов, Улле.

Saussurea alpina (L.) DC., 2n=52. Левый берег р. Ичет-Ляга, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 31 VII 1989, № At 126, Сердитов, Улле.

S. parviflora (Poir.) DC., 2n=24, 26. Руч. Соболиный, 7.5 км к востоку-юго-востоку от впадения р. Ыджид-Ляга в р. Илыч, 4 VII 1989, № At 130, Сердитов, Улле; левый берег р. Илыч, 5 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 24 VII 1989, № At 120, Сердитов, Улле.

Senecio nemorensis L., 2n=40. Правый берег р. Ыджид-Ляга, 5 км к юго-востоку от ее впадения в р. Илыч, 2 VII 1989, № At 96, Сердитов, Улле; левый берег р. Илыч, 3 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 12 VII 1989, № At 105, Сердитов, Улле.

Solidago virgaurea L., 2n=18. Водораздел рек Ук-Ю и Нерим-Ю, 7 км к востоку от устья р. Ук-Ю, 14 VII 1988, № At 167, Лавренко, Сердитов, Улле; правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 9 VII 1989, № At 173, Сердитов, Улле.

Tanacetum vulgare L., 2n=18. Левый берег р. Илыч, 6 км к северу от впадения р. Ыджид-Ляга, 24 VII 1989, № At 118, Сердитов, Улле.

Callitrichaceae

Callitriche hermaphroditica L., 2n=6. Правый берег р. Ичет-Ляга при впадении в р. Илыч, 23 VII 1989, № Ct 1, Сердитов, Улле.

C. verna L., 2n=20. Правый берег р. Ичет-Ляга при впадении в р. Илыч, 23 VII 1989, № Ct 2. Сердитов, Улле.

Caprifoliaceae

Linnaea borealis L., 2n=32. Левый берег р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 28 VII 1988, № Cp 2, Лавренко, Сердитов, Улле.

Droseraceae

Drosera rotundifolia L., 2n=20. Водораздел рек Ук-Ю и Илыч, 2 км к востоку-северо-востоку от устья р. Ук-Ю, 25 VI 1988, № Dr 1, Лавренко, Сердитов, Улле; водораздел рек Ук-Ю и Нерим-Ю, 7 км к востоку от устья р. Ук-Ю, 12 VII 1988, № Dr 2, Лавренко, Сердитов, Улле.

Fabaceae

Lathyrus pratensis L., 2n=14. Правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 1 VII 1989, № Fb 21, Сердитов, Улле.

Trifolium pratense L., 2n=14. Правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 1 VII 1989, № Fb 19, Сердитов, Улле.

T. repens L., 2n=32. Правый берег р. Ыджид-Ляга близ ее впадения в р. Илыч, 1 VII 1989, № Fb 20, Сердитов, Улле.

Liliaceae

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, 2n=36. Левый берег р. Ичет-Ляга, 2 км к востоку-северо-востоку от ее впадения в р. Илыч, 23 VI 1989, № As 4, Сердитов, Улле.

Orchidaceae

Cypripedium calceolus L., 2n=20. Левый берег р. Илыч, 4 км к северу от устья р. Ыджид-Ляга, 27 VI 1989, № Or 2, Сердитов, Улле.

C. guttatum Sw., 2n=20. Левый берег р. Илыч, 4 км к северу от устья р. Ыджид-Ляга, 12 VII 1989, № Or 3, Сердитов, Улле.

Primulaceae

Cortusa matthioli L., 2n=24. Левый берег р. Ук-Ю, 4 км к востоку-северо-востоку от ее впадения в р. Илыч, 25 VI 1988, № Pr 3, Лавренко, Сердитов, Улле; левый берег р. Ыджид-Ляга, 2 км к юго-юго-востоку от ее впадения в р. Илыч, 16 VI 1989, № Pr 4, Сердитов, Улле.

Lysimachia vulgaris L., 2n=42. Остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 25 VII 1988, № Pr 5, Лавренко, Сердитов, Улле; левый берег р. Илыч, 4 км к западу-юго-западу от устья р. Ыджид-Ляга, 21 VII 1989, № Pr 6, Сердитов, Улле.

Scrophulariaceae

Pedicularis palustris L. subsp. *borealis* (J. W. Zett.) Hyl., 2n=16. Водораздел рек Ук-Ю и Нерим-Ю, 7 км к востоку от устья р. Ук-Ю, 30 VI 1988, № Sc 5, Лавренко, Сердитов, Улле.

Veronica longifolia L., 2n=34. Остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 6 VII 1988, № Sc 6, Лавренко, Сердитов, Улле.

Trilliaceae

Paris quadrifolia L., 2n=20. Остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 19 VI 1988, № Tr 4, Лавренко, Сердитов, Улле.

Violaceae

Viola biflora L., 2n=12. Левый берег р. Ыджид-Ляга, 2 км к юго-юго-востоку от ее впадения в р. Илыч, 16 VI 1989, № Vl 1, Сердитов, Улле.

V. canina L., 2n=40. Остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 22 VI 1988, № Vl 2, Лавренко, Сердитов, Улле.

Институт биологии
Коми НЦ УрО АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 28 IV 1990.

УДК 576.312.35

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 3

А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM NOVOSIBIRSK REGION

Apiaceae

Peucedanum morisonii Bess., 2n=66. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 383, Красников.[1]

Asteraceae

Carduus thoermeri Weinm., 2n=16. Каргатский р-н, окр. с. Михайловка, 1985, № 512, Миронова, Дякива.

Centaurea cyanus L., 2n=24. Искитимский р-н, окр. с. Бурмистрово, 1987, № 328, Красников.

Leontodon autumnalis L., 2n=12. Окр. г. Новосибирска, Академгородок, 1989, № 499, Красников.

* *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobr., 2n=26. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 481, Миронова, Алиференко.

* *Senecio jacobaea* L., 2n=40. Здвинский р-н, окр. с. Чулым, 1986, № 511, Ломоносова, Миронова.

Betulaceae

Betula pendula Roth, 2n=28. Окр. Новосибирска, Академгородок, 1990, № 521, Красников.

Boraginaceae

* *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., 2n=48. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 372, Красников.

Lithospermum officinale L., 2n=28. Тогучинский р-н, окр. с. Мотково, 1988, № 408, Красников.

* *Onosma simplicissima* L., 2n=14. Тогучинский р-н, окр. пос. Горный, 1988, № 416, Красников.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР, Новосибирск (NS). Звездочкой у названия вида отмечены данные, новые для СССР, у чисел хромосом — новые данные для вида.

Campanulaceae

* *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC., 2n=34. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 380, Красников.

* *Campanula rotundifolia* L., 2n=34. Тогучинский р-н, окр. пос. Горный, 1988, № 400, Красников.

Caprifoliaceae

* *Lonicera tatarica* L., 2n=18. Искитимский р-н, окр. с. Легостаево, 1985, № 270, Шауло.

L. xylosteum L., 2n=18. Искитимский р-н, окр. с. Легостаево, 1985, № 275, Шауло.

Dipsacaceae

Scabiosa ochroleuca L., 2n=16. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 367, Красников.

Geraniaceae

Geranium pratense L., 2n=28. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 368. Красников.

Juncaginaceae

Triglochin maritimum L., 2n=48. Здвинский р-н, окр. с. Чулым, 1989, № 522, Шауло.

T. palustre L., 2n=24. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 203, Ломоносова, Миронова.

Lamiaceae

Dracocephalum nutans L., 2n=20. Каргатский р-н, окр. с. Михайловка, 1985, № 486, Миронова, Дякива.

**D. thymiflorum* L., 2n=20. Каргатский р-н, окр. с. Карган, 1985, № 485, Миронова, Дякива.

Leonurus quinquelobatus Gilib., 2n=18 *. Колыванский р-н, окр. с. Амба, 1987, № 478, Красников.

Liliaceae

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, 2n=36. Маслянинский р-н, окр. с. Пеньково, 1986, № 250, Шауло; окр. Новосибирска, Академгородок, 1987, Красников.

Paris quadrifolia L., 2n=30. Искитимский р-н, окр. с. Морозово, 1987, № 322, Красников.

Poaceae

Agrostis gigantea Roth, 2n=42. Здвинский р-н, окр. Чановского стационара Биологического ин-та, 1986, № 489, Миронова, Алиференко.

Alopecurus arundinaceus Poir., 2n=28. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 482, Миронова.

Festuca pseudoovina Hack. ex Wiesb., 2n=42. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 505, Миронова.

Koeleria cristata (L.) Pers., 2n=14. Чистоозерный р-н, окр. д. Сибиряк, 1986, № 493, Миронова, Алиференко.

Poa palustris L., 2n=28. Каргатский р-н, окр. с. Кольцовка, 1985, № 485, Миронова.

* *P. urssulensis* Trin., 2n=28. Купинский р-н, окр. с. Чаны, 1986, № 486, Миронова.

Scolochloa festucaceae (Willd.) Link, 2n=28. Барабинский р-н, окр. с. Устьянцево, 1985, № 491, Миронова, Алиференко.

Stipa pennata L., 2n=44. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 377, Красников.

Primulaceae

Androsace maxima L., 2n=40 *. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 483, Миронова.

Lysimachia vulgaris L., 2n=42. Маслянинский р-н, окр. с. Егорьевское, 1986, № 245, Шауло.

Ranunculaceae

Aconitum septentrionale Koelle, 2n=16. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 412, Красников.

Actaea erythrocarpa Fisch., 2n=16. Искитимский р-н, окр. с. Морозово, 1987, № 341, Красников.

* *Myosurus minimus* L., 2n=16. Чистоозерный р-н, окр. с. Чистоозерное, 1986, № 498, Миронова, Алиференко.

Pulsatilla patens (L.) Mill., 2n=16. Колыванский р-н, окр. с. Амба, 1987, № 330, Красников.

Ranunculus polyanthemos L., 2n=16. Здвинский р-н, окр. Чановского стационара Биологического ин-та, 1986, № 497, Миронова, Алиференко.

Rosaceae

Agrimonia pilosa Ledeb., 2n=56. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 374, Красников.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim., 2n=16. Барабинский р-н, окр. с. Красный Яр, 1986, № 202, Ломоносова, Миронова.

Geum rivale L., 2n=42. Маслянинский р-н, окр. с. Егорьевское, 1986, № 238, Шауло.

Potentilla longifolia Willd. ex Schlecht., 2n=14. Коченевский р-н, окр. с. Чик, 1985, № 66, Шауло.

P. multifida L., 2n=28. Искитимский р-н, окр. с. Легостаево, 1985, № 68, Шауло.

P. nudicaulis Willd. ex Schlecht., 2n=14 *. Здвинский р-н, окр. с. Чулым, 1986, № 192, Ломоносова, Миронова.

P. tanacetifolia Willd. ex Schlecht., 2n=28. Здвинский р-н, окр. Чановского стационара Биологического ин-та, 1985, № 492, Миронова, Алиференко.

Sanguisorba officinalis L., 2n=56. Окр. Новосибирска, Академгородок, 1986, № 207, Красников.

Rubiaceae

Galium verum L., 2n=66 *. Черепановский р-н, окр. с. Посевное, 1988, № 370, Красников.

Solanaceae

Hyoscyamus niger L., 2n=34. Колыванский р-н, окр. с. Амба, 1987, № 287, Красников.

Solanum kitagawae Schönbeck-Temesy, 2n=24. Здвинский р-н, окр. с. Чулым, 1986, № 191, Ломоносова, Миронова.

Violaceae

Viola montana L., 2n=40 *. Здвинский р-н, окр. Чановского стационара Биологического ин-та, 1986, № 503, Миронова, Алиференко.

Центральный сибирский
ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 IV 1990.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.5 : 504.73.05(470.1)

© 1991 г.

Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР, № 108). — Сыктывкар, 1990. 120 с. Т. 520 экз. Ц. 40 к.

B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA. (*A REVIEW*). THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS ON FLORA AND VEGETATION OF THE NORTH. 1990

Коми АССР — территория, где хрупкость естественных экосистем сталкивается с агрессивными формами хозяйственного воздействия человека: массированными горными разработками, проводимыми открытым способом, интенсивной лесоразработкой с нарушением экологических требований. По этой причине сборник сотрудников Института биологии Коми научного центра УрО АН СССР, посвященный антропогенным процессам во флоре и растительности, очень своевремен и актуален. В нем опубликовано 10 статей, касающихся различных аспектов анализа реакций флоры и растительности на антропогенные воздействия.

В статье В. А. Мартыненко «Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР» описан процесс обогащения флоры за счет внедрения адвентивных видов, причем подчеркивается, что поток адвентивных видов идет с юга на север и из общего числа внедрившихся видов (120, что составляет 13 % от общей флоры республики) преобладающими видами являются выходцы из лесостепной и степной зон, вплоть до таких типичных «южан», как *Acroptilon repens*, *Amaranthus albus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Melilotus officinalis* и др. И только два вида — *Senecio congestus* и *Rumex graminifolius* — пришли в таежную зону с севера. Автор подчеркивает, что среди пришельцев преобладают представители семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, однолетники и двулетники и виды сорной ориентации. Жаль, что, упомянув группы эфемерофитов и эпекофитов, Мартыненко не указала число этих «мерцающих» видов. Указано лишь, что 30 видов были зарегистрированы однократно.

Г. В. Железнова («Мохообразные антропогенных местообитаний в Коми АССР») показала, что среди первых рекультивантов на антропогенных местообитаниях (земляных насыпях, канавах и рвах, обочинах дорог, кострищах и гарях, пастбищах) зарегистрировано 103 вида печеночников и листостебельных мхов, причем доминирующими являются *Ceratodon purpureus*, *Polia nutans*, виды рода *Polytrichum*, на более влажных местах — *Aulacomnium palustre*, *Marchantia polymorpha*. К сожалению, табл. 1, где показана связь бриофлоры с антропогенными местообитаниями, малоинформативна: виды не сгруппированы по сходству их распределения по экотопам. Такого рода первичная фитосоциологическая обработка сделала бы эти ценные данные более наглядными.

Б. И. Груздев в статье «Синантропная флора побережья восточноевропейских тундр» продолжает обсуждение вопросов, поднятых Мартыненко, но касается уже более северной территории тундровой зоны. Число синантропных видов составляет, по его данным, 169 (при общем числе видов естественной флоры 274). При этом вновь подчеркивается преобладание заносных видов с юга, хотя в данном случае это уже не выходцы из лесостепи и степи, а таежные виды. Значительную роль в синантропной растительности играют аборигенные виды, некоторые из которых бурно разрастаются на антропогенных местообитаниях (*Matricaria hookeri, Crepis nigrescens, Tanacetum bipinnatum* и др.).

Статья С. В. Дегтевой «Начальные стадии сингенеза растительности на промышленных отвалах Кожимского месторождения (Приполярный Урал)» проигрывает из-за отсутствия таблиц. Материал, которым располагает автор, был достаточно богатым — 11 полигонов, 80 описаний сообществ на отложениях с возрастом от 1 до 6 лет. Автор утверждает, что главным фактором, определяющим характер сукцессии, является гранулометрический состав породы, и чем больше мелкозема, тем интенсивнее восстанавливается растительность. Приводятся данные биоэкологических и агроботанических характеристик вторичной растительности бассейна р. Кожим (первичные сообщества, техногенные участки, смешанные по составу отвалы, вскрышные отвалы, днища отстойников, пограничные участки). Тем не менее не проанализировано изменение видового состава ни с возрастом сообществ, ни с субстратом. Обычные количественные методы — двухфакторный дисперсионный анализ и т. д. — были бы очень уместны и позволили бы объективно выявить группы видов, тяготеющих к различным возрастным стадиям и разным субстратам. Неплохие результаты дал бы и табличный метод обработки, который позволил бы выявить диагональ совместной встречаемости видов в зависимости от условий и возраста.

В статье одного из крупнейших советских сорняковедов Е. В. Шляковой «Сорно-полевые растения Коми АССР и закономерности их распространения» показаны закономерности изменения засоренности полей республики Коми в широтном створе от тундры через лесотундру и северную тайгу к средней тайге (с подразделением ее на северную и южную подзону). Общее число видов сорняков менялось по ряду 17—47—67—79—120. Всего выявлено 154 вида сорно-полевых растений, среди которых многолетники составляют 89 видов, двулетники — 9 и однолетники — 56 видов. Приведен список сорных растений с указанием жизненной формы и происхождения вида. Подчеркнуто, что существенное влияние на распространение сорных растений оказывают климатические условия.

Статья Р. Н. Алексеевой, В. В. Пахучего «Особенности растительного покрова и стратиграфии осушенного торфяника (бассейн р. Вымь)» посвящена характеристике результатов осушения болот. Авторы, не прибегая к таблицам, характеризуют основные черты сосновых лесов (сосново-кустарничково-морошково-сфагновые и березово-сосново-голубично-сфагновые сообщества) и расположенных по окраинам заболоченных еловых лесов (березово-еловый разнотравный лес, березово-еловый лес с черникой и елово-березовый лес с пихтовым стлаником долгомошный). Увы, такого рода характеристики мало что дают, так как советская фитоценология уже давно пришла к выводу о необходимости фитоценологических таблиц с полными или редуцированными, за счет видов низкого постоянства, списками видов.

Аналогичные претензии можно предъявить и к Н. А. Рыжовой («Динамика напочвенного покрова среднетаежных лесов под влиянием рубок»). Можно принять ее классификацию вырубок с их подразделением на две группы — с резким изменением напочвенного покрова (луговиковые, кипрейные, малинниковые) и с незначительными изменениями (лишайниковые, долгомошные, крупнотравные, сфагновые). Тем не менее необходима таблица, документирующая эту классификацию. Кроме того, вырубки нельзя относить «к экзодинамическим процессам в растительности». Мало того, что они не процесс, а их результат — это все же следствие восстановительной (автогенной) сукцессии после катастрофического нарушения растительности. Экзогенными сменами принято называть такие изменения, при которых движущий их фактор влияет на процесс постоянно или хотя бы периодически, не давая ему угаснуть.

Большой интерес представляет статья В. Я. Костяева, Е. Н. Маковкиной «Азотфиксирующие лишайники на территории Воркутинского промышленного комплекса». Авторам удалось показать немалые возможности лишайников по фиксации атмосферного азота. По их данным, суммарная азотфиксация за сезон при благоприятных условиях влажности составила (мкг N_2/г сух. массы/сут): *Peltigera rubescens* — 80, *P. aphthosa* — 74, *Nephroma arcticum* — 38, *Stereocaulon paschale* — 35. Кроме того, ими установлено влияние промышленного загрязнения на процесс азотфиксации лишайников, что делает возможным использование легко определяемой интенсивности азотфиксации при мониторинге загрязнений.

Статья А. С. Стениной «Диатомовые водоросли в водоемах на территории Воркутинского промышленного комплекса» показывает возможности мониторинга загрязнения воды с использованием диатомей. Под влиянием загрязнения изменяется соотношение эколого-географических групп ведущих диатомей: так, увеличивается доля алкалофилов, галофилов и индифферентных видов, а участие галофобов значительно падает. Из состава доминантов выпадают северные виды, а увеличивается число бореальных (до 36.3 %) и космополитных видов (до 63.7 %).

Заключает сборник статья Н. И. Непомилуевой «Об организации биологического мониторинга на охраняемых территориях Коми АССР». В ней обсуждается необходимость организации биологического мониторинга на охраняемых территориях Европейского Северо-Востока СССР. Приводятся результаты контрольного картирования и оценки состояния локальной популяции *Pinus sibirica*, охраняемой в течение 10 лет на северной границе островного ареала в Коми АССР.

В целом сборник должен получить высокую оценку. Это бесспорный вклад в изучение флоры и растительности Севера. В то же время авторам можно пожелать осовременить методический арсенал исследований и шире привлекать современные методы градиентного анализа изменения флоры и растительности вдоль пространственных или временны́х градиентов, а также эколого-флористическую классификацию, которая очень хорошо показывает связь флоры, растительности и условий среды.

Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова.

Башкирский государственный
университет,
Уфа.

Получено 25 V 1990.

ХРОНИКА

УДК 581.5(063)

© 1991 г.

ПЛЕНУМ НАУЧНОГО СОВЕТА ОТДЕЛЕНИЯ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ АН СССР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

B. M. MIRKIN. THE PLENUM OF THE SCIENTIFIC COUNCIL OF THE DEPARTMENT OF GENERAL BIOLOGY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR ON THE PROBLEMS OF ECOLOGY AND ANTHROPOGENIC DYNAMICS OF BIOLOGICAL SYSTEMS

Пленум состоялся в г. Ростове на базе Ботанического сада Ростовского госуниверситета с 30 мая по 2 июня 1990 г. В нем приняло участие 68 человек из различных научных институтов и вузов Москвы, Киева, Новосибирска, Еревана, Баку, Свердловска, Львова, Кишинева, Махачкалы, Петрозаводска, Сыктывкара, Казани, Уфы, Ижевска, Запорожья, Ростова, Днепропетровска, Ставрополя, Курска, Каунаса, Пущино, Саласпился, Зернограда.

Первый день пленума был отдан заслушиванию отчета ученого секретаря Совета **Л. М. Носовой** и кураторов по основным разделам выполняемой Советом программы «Экология и антропогенная динамика биологических систем» (**Ю. Г. Пузаченко**, Москва; **А. В. Симонов**, Кишинев; **Л. О. Карпачевский**, Москва; **В. С. Безель**, Свердловск; **Л. Я. Курочкина**, Алма-Ата).

Открыл заседание председатель Научного Совета чл.-кор. АН СССР **И. А. Шилов**, подчеркнувший важность экологизации системы использования природных ресурсов и нормирования возможных нагрузок на любую биологическую систему. Из вступительного слова, отчета ученого секретаря и сообщений кураторов очевиден определенный прогресс в координации исследований по антропогенной динамике биологических систем разного уровня (в особенности — ранга биогеоценозов). Стал более обоснованным (и полнее использующим международный опыт) теоретический фундамент этих исследований, все большее развитие получает компьютерное обеспечение на базе персональных ЭВМ, усиливается влияние исследований на практику рационального природопользования и охраны природы. В то же время в ряде выступлений звучали нотки тревоги по поводу продолжающегося игнорирования ведомствами рекомендаций экологов и отставания от потребностей сегодняшнего дня органов Госкомприроды как основных организаторов реализации экологических разработок. Отмечались крайне недостаточное финансирование фундаментальных исследований и слабость приборной базы, что также сдерживает повышение уровня и эффективности научных исследований.

С кратким сообщением о теоретических проблемах биогеоценологии и ее месте в системе наук выступил старейший исследователь, организатор исследований естественных и сеяных лугов Ростовской обл. **Л. И. Номоконов**.

Второй день пленума открылся докладом **В. Г. Сидоренко**, на плечи которого пали основные хлопоты по организации пленума. Являясь директором большого ботанического сада при университете (со штатом свыше 300 человек), он руководит оригинальными исследованиями по созданию сеяных лугов и высокопродуктивных агроценозов кормового назначения из однолетников. Эти исследования были обобщены в его докладе «Эколого-энергетический анализ формирования высокопродуктивных и стабильных кормовых агроценозов разной структуры» и целой серии стендовых докладов, где В. Г. Сидоренко выступил в соавторстве со своими сотрудниками (**В. А. Бердюковой, Н. Г. Суровой, В. В. Сухомлиновой, Л. Н. Отметченко, К. И. Свитицким, М. В. Антониновой, М. П. Поплавской, Г. Я. Волчковой**). В докладе и стендовых сообщениях обсуждались итоги выращивания многолетних травосмесей и чистых и смешанных посевов однолетника.

При создании многолетних травосмесей ростовские исследователи наряду с традиционным высевом смеси семян костреца безостого, ежи сборной, овсяницы луговой, люцерны посевной, клевера лугового и лядвенца рогатого использовали два варианта посевов с неслучайным распределением бобовых и злаковых компонентов: с чередующимися полосами злаков и бобовых и с шахматно расположенными парцеллами злаков и бобовых, причем эмпирически был найден наиболее удачный вариант таких парцелл — 2×2 м^2.

Такое структурирование посевов позволило сконструировать значительно более стабильный, продуктивный и энергетически выгодный травостой. Не произошло выпадения бобовых, что является бичом травосеяния и ведет к потерям дорогостоящих семян. Соответственно с возрастом не происходило и уменьшения содержания протеина, т. е. качества корма. За счет биологического азота, который накапливается бобовыми, оказалось возможным резко сократить дозы удобрений: только при закладке таких посевов вносится до 60 кг/га полных минеральных удобрений (в пересчете на действующее начало), а затем урожай в 80—90 ц/га сухой массы получается за счет внутренних ресурсов агроценозов.

Мозаичный («парцеллярный») агроценоз отличался значительно лучшими параметрами круговорота веществ за счет более равномерного поступления в почву элементов, образующихся при минерализации органических остатков более активной микрофлорой и микрофауной.

Наряду с полевыми опытами авторы изучали уменьшенные модели агроценозов в камерах искусственного климата. В таком мозаичном ценозе, по мнению ростовчан, создается и более благоприятный аллелопатический режим (активность колинов падает с 68 до 22 условных кумариновых единиц). Однако приводимые данные вызывают некоторые сомнения, так как сами по себе биотесты (влияние экстрактов из разных растений на рост молодых растений редиса с белым кончиком) далеки от реалий отношений видов, реагирование которых на аллелопатические вещества, конечно же, специфично. «Аллелопатические» закономерности совместимости и несовместимости видов в экспериментах также могут быть интерпретированы неоднозначно, так как влияние колинов невозможно отделить от конкуренции, связанной со степенью перекрытия ниш.

Тем не менее как доклады, так и демонстрации агроценозов во время экскурсии, состоявшейся на третий день пленума, вызвали одобрение его участников, которые признали выполненные опыты ценным вкладом в теорию луговедения, очень полезными для практики травосеяния и рекомендовали В. Г. Сидоренко углубить интерпретацию полученных результатов.

Исследования амаранта, которые также проводятся в ботаническом саду Ростовского университета и ныне вышли на стадию испытания в хозяйствах, также были встречены с большим интересом. Амарант дает до 1.5 тыс. ц/га зеленой массы, причем в условиях богары и без полива и удобрения. Для оптимизации режима усвоения ФАР (при загущенных посевах в листьях амаранта могут копиться нитраты) исследователи практикуют смешанные посевы чередующихся кулис из амаранта и полос низкорослых растений, таких как соя или подсолнечник (высота амаранта достигает 4.5 м!).

Доклад **Н. С. Амбросова** (Институт биофизики СО АН СССР) «Искусственные экосистемы как инструмент количественной экологии» был посвящен разработке математической теории видового разнообразия экосистем и проблеме совмещения видов. Стабильное сосуществование может быть достигнуто на основе знания кинетических характеристик видов (в первую очередь трофической функции). Предложенные теоретические подходы были проиллюстрированы на примере простых систем микроорганизмов и планктона. С этих позиций был объяснен и феномен «цветения» воды.

Б. М. Миркин (Институт биологии Башкирского НЦ УрО АН СССР) в докладе «Ключевая задача агроэкологии: оптимизация агроландшафта» предложил вести оптимизацию агроландшафтов, т. е. достигать непротиворечивости требований экологов и экономистов на основе эмпирически выводимых для каждого природного района детерминантов-ограничителей (предельно допустимая площадь пашни, облесенность, количество голов крупного рогатого скота на гектар пашни) и детерминантов-интенсификаторов (состав выращиваемых культур, севообороты, система удобрений, пестицидного контроля, полив и т. д.). Главным критерием успеха оптимизации являются нормализованные циклы питательных элементов пашни и высокий выход продукции с каждого гектара.

В. В. Туганаев (Удмуртский госуниверситет) в докладе «Главные направления эволюции состава и структуры агроэкосистем лесной зоны» показал изменение системы использования земель, состава выращиваемых культур и их сорных спутников с момента появления земледелия в лесной зоне европейской части СССР. Опираясь на археологические данные, докладчик показал связь разных типов земледелия и растениеводства с национальными особенностями народов, которые населяли этот край (угро-финны, булгары, русские).

Г. К. Андросов и **Н. П. Никульшина** (Сыктывкарский госуниверситет) в докладе «Экологические основы биологической рекультивации нарушенных земель северной тайги и тундры» дали общую оценку усиливающемуся антропогенному прессу на экосистемы северо-запада европейской части СССР. Возможности самозарастания нарушенных участков, связанных со строительством нефтепроводов, в этом районе ограничены и наиболее эффективен посев трав. Однако трудно согласиться с предложением авторов выращивать семена многолетних трав для таких рекультиваций в более южных районах.

Т. С. Чибрик и **Ю. А. Елькина** (Уральский госуниверситет) в докладе «Конструирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях с применением математических моделей» показали возможность анализа процессов самозарастания отвалов пустой породы с использованием непрямой многомерной ординации (метод главных компонент). Отмечено влияние на ход процессов самозарастания характера рекультивируемого субстрата. В ряде случаев необходимы покрытия, улучшающие трофику рекультивируемых земель.

Интересно прошла свободная дискуссия по проблеме «Принципы управления биологическими системами в режиме эксплуатации и при других антропогенных воздействиях». Дискуссией руководил Ю. Г. Пузаченко, который предложил схему «мозгового штурма» проблемы: цель, теория и гипотеза, масштабность, размерность, выбор метода, эксперименты, практика. В дискуссии активное участие приняли Н. С. Амбросов, А. Г. Звирзд (Рига), А. В. Симонов, Л. Я. Курочкина, Б. М. Миркин, Е. Л. Кондрашин (Новосибирск), С. И. Стафеев (Курск), К. Г. Ибрагимов (Махачкала), И. С. Сафаров (Баку), Г. К. Андросов и др. В результате ведущему удалось сгруппировать различные точки зрения и наметить возможности управления биологическим разнообразием экосистем за счет воздействия на разнообразие ресурсов, механизмы конкуренции, метаболизма, хищничества и т. д.

В заключение пленум принял резолюцию, в которой была подчеркнута важность агроэкологических исследований для развития сельского хозяйства, испытывающего влияние односторонней интенсификации. Высокая оценка дана исследованиям ботанического сада Ростовского университета по созданию мозаичных многолетних агроценозов продленного продуктивного долголетия. Отмечен высокий уровень организации пленума.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный
университет,
Уфа.

Получено 6 VII 1990.

CONTENTS

Page

Yurtsev B. A. The study of biological diversity and the comparative floristics 305

Khvedynich O. A. Embryogenesis in crossing of wheat and rye 314

Samylina V. A., Markovich E. M. On the Jurassic flora of the Nazarovsk coal field (the Western Siberia) 322

Andreyev A. A., Klimanov V. A. Vegetation history and climate changes in the interfluve of the rivers Ungra and Yakokit (the Southern Yakutia) in Holocene 334

Fyodorova I. T., Volkova E. A. The new map of the vegetation of the world 352

Smagin V. A. Birch forests and eutrophic pine forests on peatland of the North-Western parts of the RSFSR 365

COMMUNICATIONS 378

Winter A. N., Shamrov I. I. The development of the ovule and embryo sac in *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) 378

Guendels T. V. On the evolutionary leaf formation in *Chamaebatiaria millefolium* (*Rosaceae*) . . 390

Umarov M. U., Chavchavadze E. S. Anatomical features of wood of some species of the genus *Rhamnus* (*Rhamnaceae*) from the canyon of Armha river (Eastern Caucasus) 395

Gurkina L. A. Pattern of development in some grassy herbaceous *Saxifragaceae* during the first year of their life cycle 399

Tsegmed Ts. Distribution of mosses in various vegetation belts and types (of vegetation) in mountain systems of Kharkhir and Turgen (Mongolia) 408

Minaeva T. J., Ulanova N. G. Dynamics of structure of *Juncus effusus* (*Juncaceae*) coenopopulations in the course of reafforestation changes 411

Starostina K. F. Photosynthesis of the *Picea abies* (*Pinaceae*) seedlings in Piceetum sphagnoso-myrtillosum association 418

Bessonova V. P., Lyzhenko I. I. The impact of environmental pollution on germination and physiological condition of pollen in some woody plants 422

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 427

Golovneva L. B. The species of the genus *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) in Maastrichtian—Danian Rarytkin flora of the Koryak upland 427

Rundina L. A. The valid publication of the two species of the genus *Spirogyra* (*Chlorophyta, Zygnematales*) from Sweden and Poland 436

Nguyen To Quyen. The new species of the genus *Phyllostachys* (*Poaceae, Bambusoideae*) from Vietnam 439

Averyanov L. V., Vu Ngok Long. The genus *Eria* in Vietnam. Sections *Hymenaria, Secundae, Cylindrolobus* and *Conchidium* 442

FLORISTIC FINDINGS 450

Sonnikova A. E., Kuvajev W. B. Supplement to the flora of the Western Sayan 450

Kazanovsky S. G. The new records of brioflora of Siberia 458

Kuliyev A. N., Morozov V. V. The new adventitious species of vascular plants in the neighbourhood of Vorkuta 461

Volotovsky K. A. The new and rare species of the flora of the Aldan upland and the Stanovoy mountain range (the Southern Yakutia) 466

CHROMOSOME NUMBERS 473

Lavrenko A. N., Serditov N. P., Ulle Z. G. Chromosome numbers in some species of vascular plants from the Pechoro-Ilychsky reservation (Komi ASSR) 473

Krasnikov A. A. Chromosome numbers in some species of vascular plants from Novosibirsk region 476

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 480

Mirkin B. M., Abramova L. M. (*A review*). The impact of anthropogenic factors on flora and vegetation of the North. 1990 480

CHRONICLE 483

Mirkin B. M. The plenum of the Scientific Council of the department of general biology of the Academy of Sciences of the USSR on the problems of ecology and anthropogenic dynamics of biological systems 483

487

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика 305

Хведынич О. А. Эмбриогенез при скрещивании пшеницы с рожью 314

Самылина В. А., Маркович Е. М. О юрской флоре Назаровского угольного месторождения (Западная Сибирь) 322

Андреев А. А., Климанов В. А. Изменение растительности и климата междуречья рек Унгра и Якокит (Южная Якутия) в голоцене 334

Федорова И. Т., Волкова Е. А. Новая карта растительности мира 352

Смагин В. А. Болотные березняки и евтрофные сосняки Северо-Запада РСФСР 365

СООБЩЕНИЯ 378

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) 378

Гендельс Т. В. О природе листа *Chamaebatiaria millefolium* (*Rosaceae*) 390

Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Анатомические особенности древесины некоторых видов рода *Rhamnus* (*Rhamnaceae*) из ущелья реки Армхи (Восточный Кавказ) 395

Гуркина Л. А. Особенности развития некоторых травянистых представителей семейства *Saxifragaceae* на первом году жизни 399

Цэгмэд Ц. Распределение листостебельных мхов по поясам и типам растительности в горных системах Хархира и Тургэн (МНР) 408

Минаева Т. Ю., Уланова Н. Г. Динамика структуры ценопопуляций *Juncus effusus* (*Juncaceae*) в ходе лесовосстановительных смен 411

Старостина К. Ф. Фотосинтез сеянцев *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике сфагново-черничном 418

Бессонова В. П., Лыженко И. И. Влияние загрязнения среды на прорастание и физиологическое состояние пыльцы некоторых древесных растений 422

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 427

Головнева Л. Б. Виды рода *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) в маастрихт—датской рарыткинской флоре Корякского нагорья 427

Рундина Л. А. Действительное обнародование двух видов рода *Spirogyra* (*Chlorophyta, Zygnematales*) из Швеции и Польши 436

Нгуен То Куен. Новые виды рода *Phyllostachys* (*Poaceae, Bambusoideae*) из Вьетнама . . . 439

Аверьянов Л. В., Ву Нгок Лонг. Род *Eria* во Вьетнаме. Секция *Hymenaria, Secundae, Cylindrolobus* и *Conchidium* 442

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 450

Сонникова А. Е., Куваев В. Б. Дополнения к флоре Западного Саяна 450

Казановский С. Г. Новинки бриофлоры Сибири 458

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые заносные виды сосудистых растений в окрестностях города Воркуты 461

Волотовский К. А. Новые и редкие виды флоры Алданского нагорья и Станового хребта (Южная Якутия) 466

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 473

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Печоро-Илычского заповедника (Коми АССР) 473

Красников А. А. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Новосибирской области 476

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 480

Миркин Б. М., Абрамова Л. М. (*Рецензия*). Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. 1990 480

ХРОНИКА 483

Миркин Б. М. Пленум научного совета отделения общей биологии АН СССР по проблемам экологии и антропогенной динамики биологических систем 483

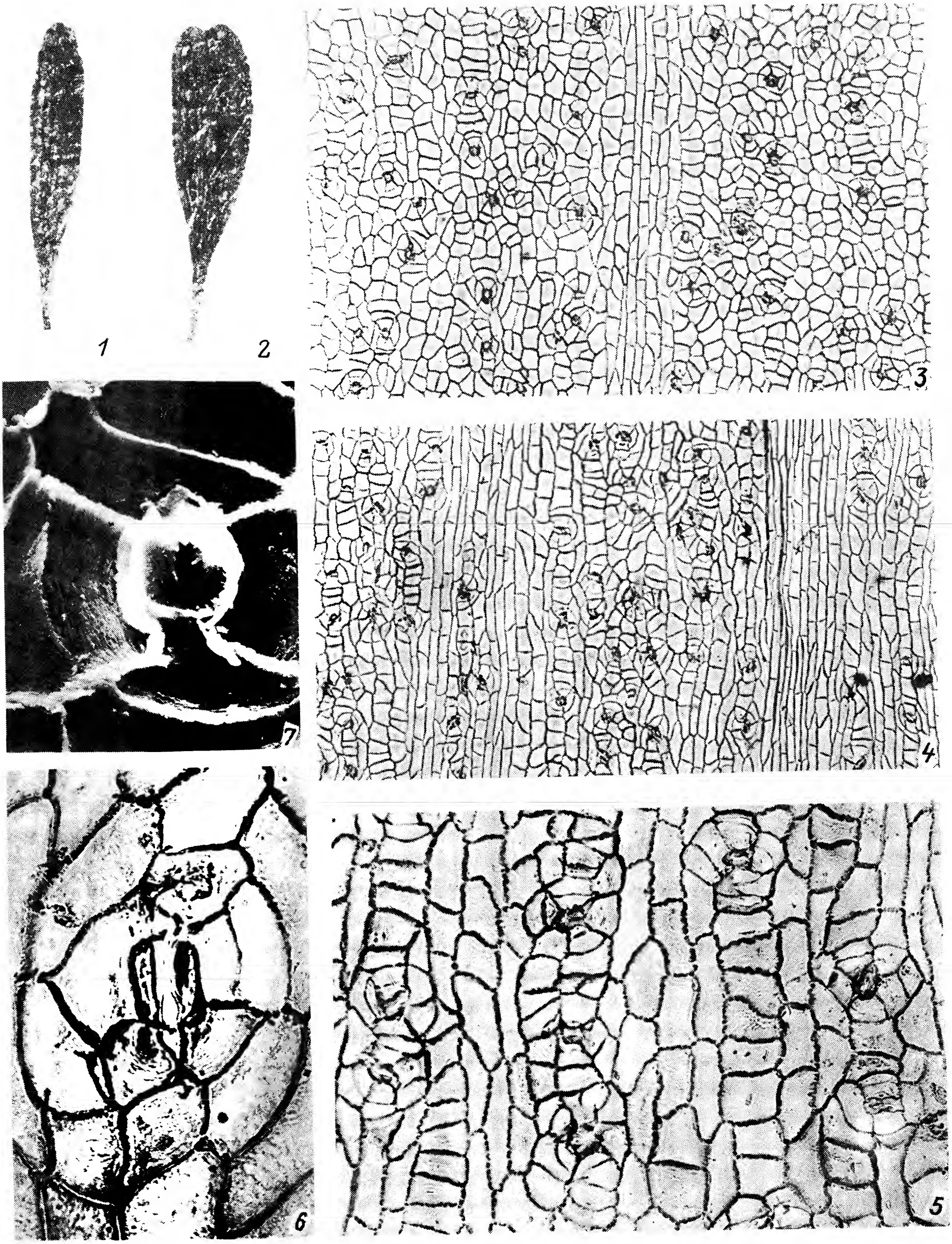


Таблица I. *Ginkgo insolita.*

1, 2 — цельные листья, нат. вел., обр. 541/1—1,2 (*2* — голотип); *3* — участок верхней эпидермы листа, ×63; *4, 5* — участок нижней эпидермы листа, ×63 и ×160; *6* — устьичный комплекс, ×400; *7* — устьице, СЭМ, изнутри, ×750. Все препараты — с голотипа (обр. 541/1—2).

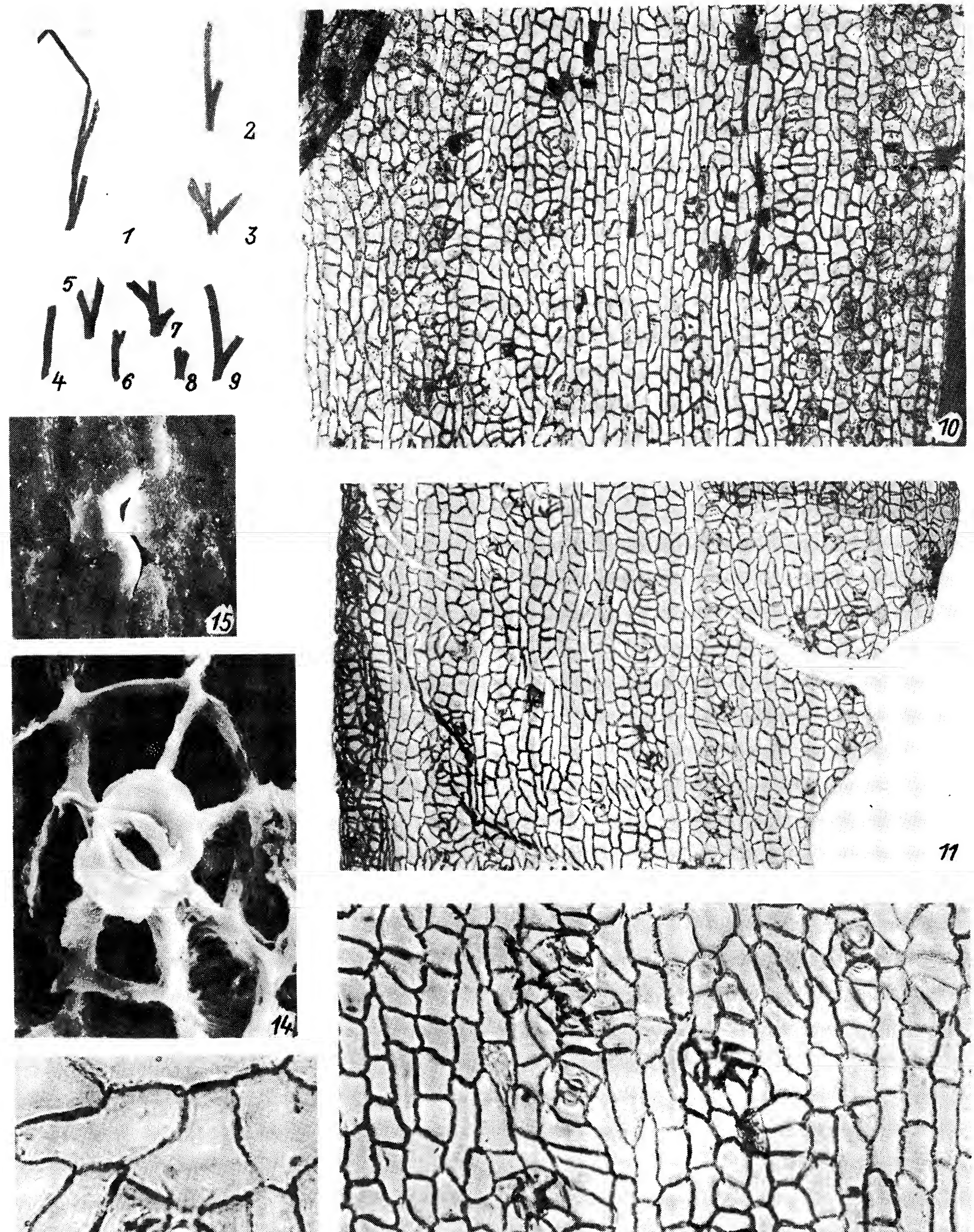


Таблица II. *Leptotoma tenuis.*

1—9 — обрывки листьев (*1* — голотип), обр. 541/1—44, 52, 51, 45—50; *10* — полная эпидерма верхней и одной из боковых поверхностей сегмента листа, ×63; *11* — полная эпидерма нижней поверхности сегмента листа, ×63; *12* — то же, участок, ×160; *13—15* — устьичные комплексы; *13* — ×400; *14, 15* — СЭМ, изнутри (*14*), ×750 и снаружи (*15*), ×500. Все препараты — с голотипа (541/1—44).

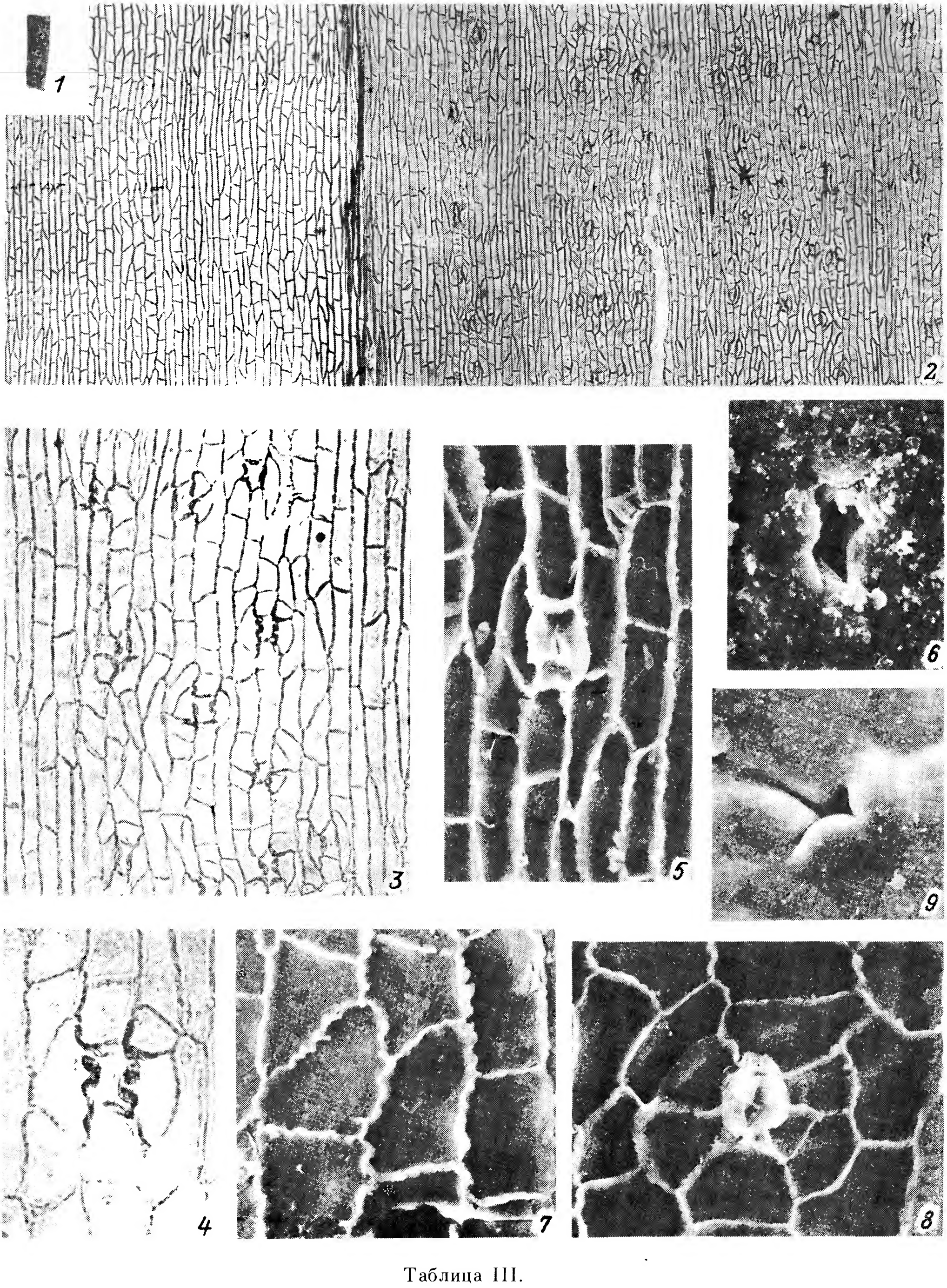


Таблица III.

Phoenicopsis gracilis (1—6): 1 — неполный лист, голотип, нат. вел., обр. 541/1—56; 2 — неполная развернутая кутикулярная пленка верхней (слева) и нижней поверхностей листа, ×63; 3 — участок устьичной полосы, ×160; 4 — устьичный комплекс, ×400; 5, 6 — то же, СЭМ, 5 — вид изнутри, ×500, 6 — вид сверху, ×750; все препараты — с голотипа (обр. 541/1—56). *Ginkgo insolita* (7—9): 7 — извилистые основные клетки эпидермы, ×390; 8, 9 — устьичный комплекс, СЭМ, 8 — вид изнутри, ×430, 9 — вид сверху, ×500; все препараты с обр. 541/1—3.

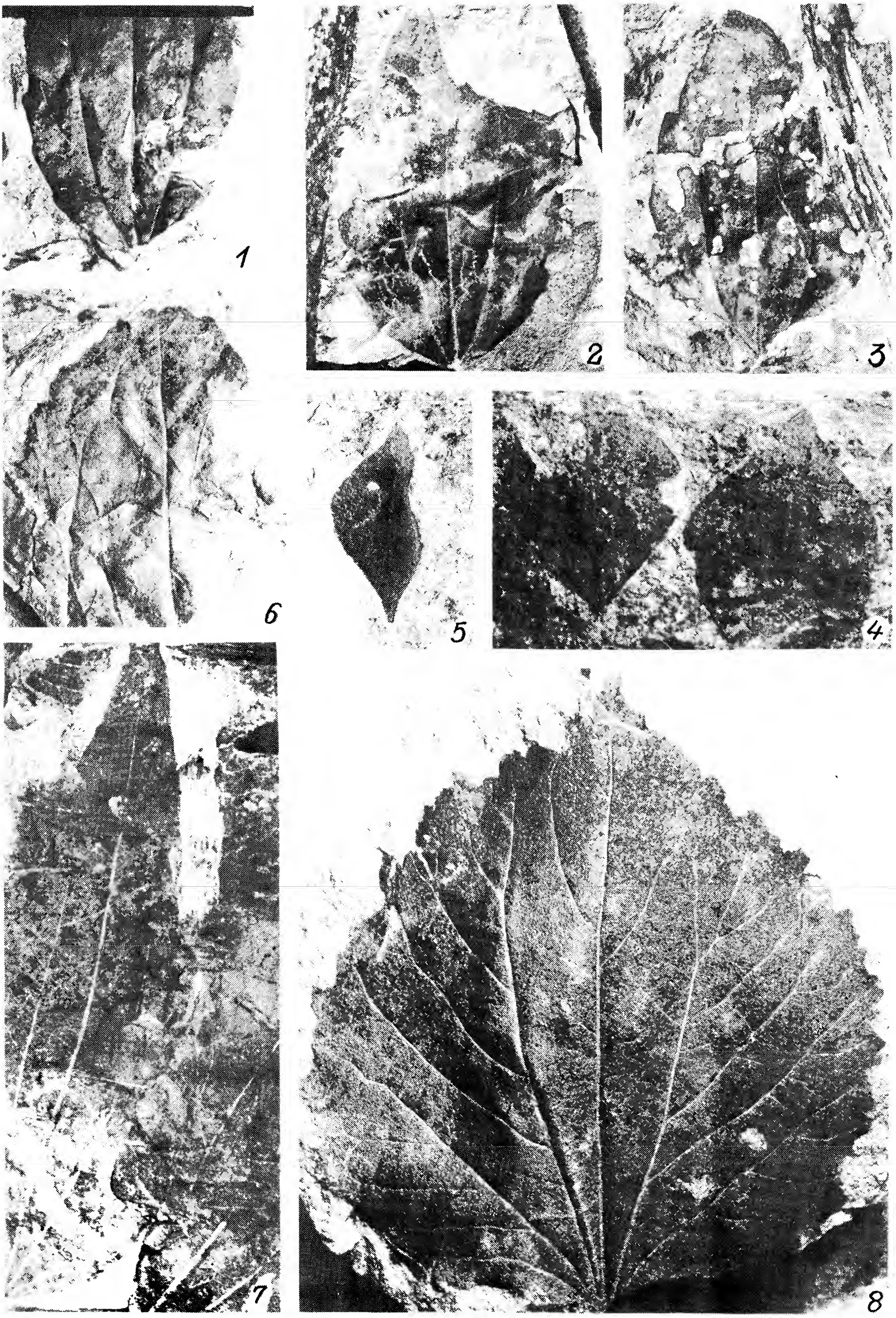


Таблица I.

1—3, 6 — Trochodendroides lamutensis: 1 — обр. 837, *2* — обр. 836, *3* — обр. 835, голотип; *6* — обр. 840; *4, 5 — T. bifida: 4* — обр. 871, *5* — обр. 872; *7 — T. longifolia*, обр. 850, голотип; *8 — T. bidentata*, обр. 1000. *1—8* — нат. вел.

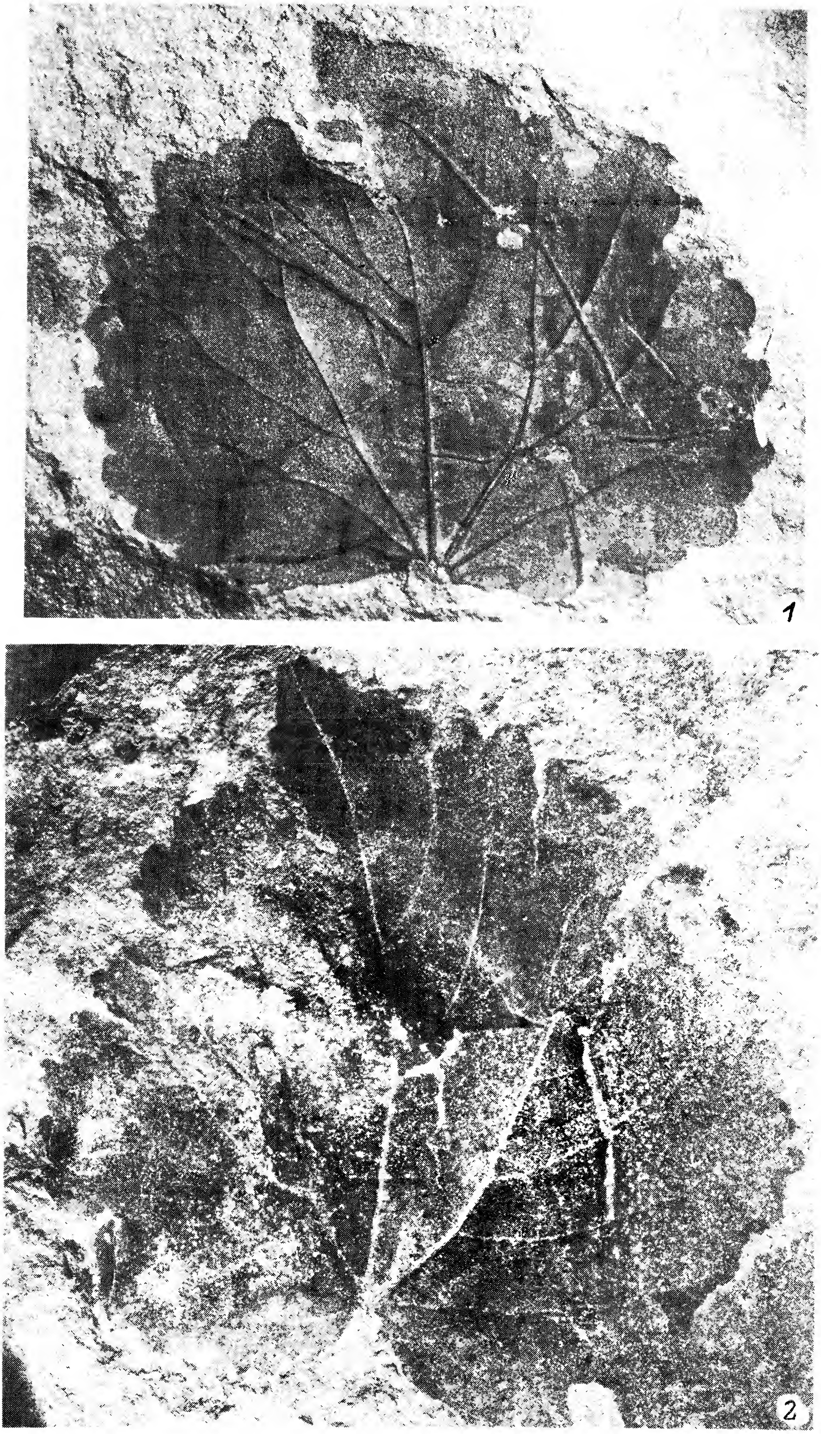


Таблица II.

1, 2 — Trochodendroides bidentata: 1 — обр. 1003, голотип, *2* — обр. 1001. *1, 2* — нат. вел.

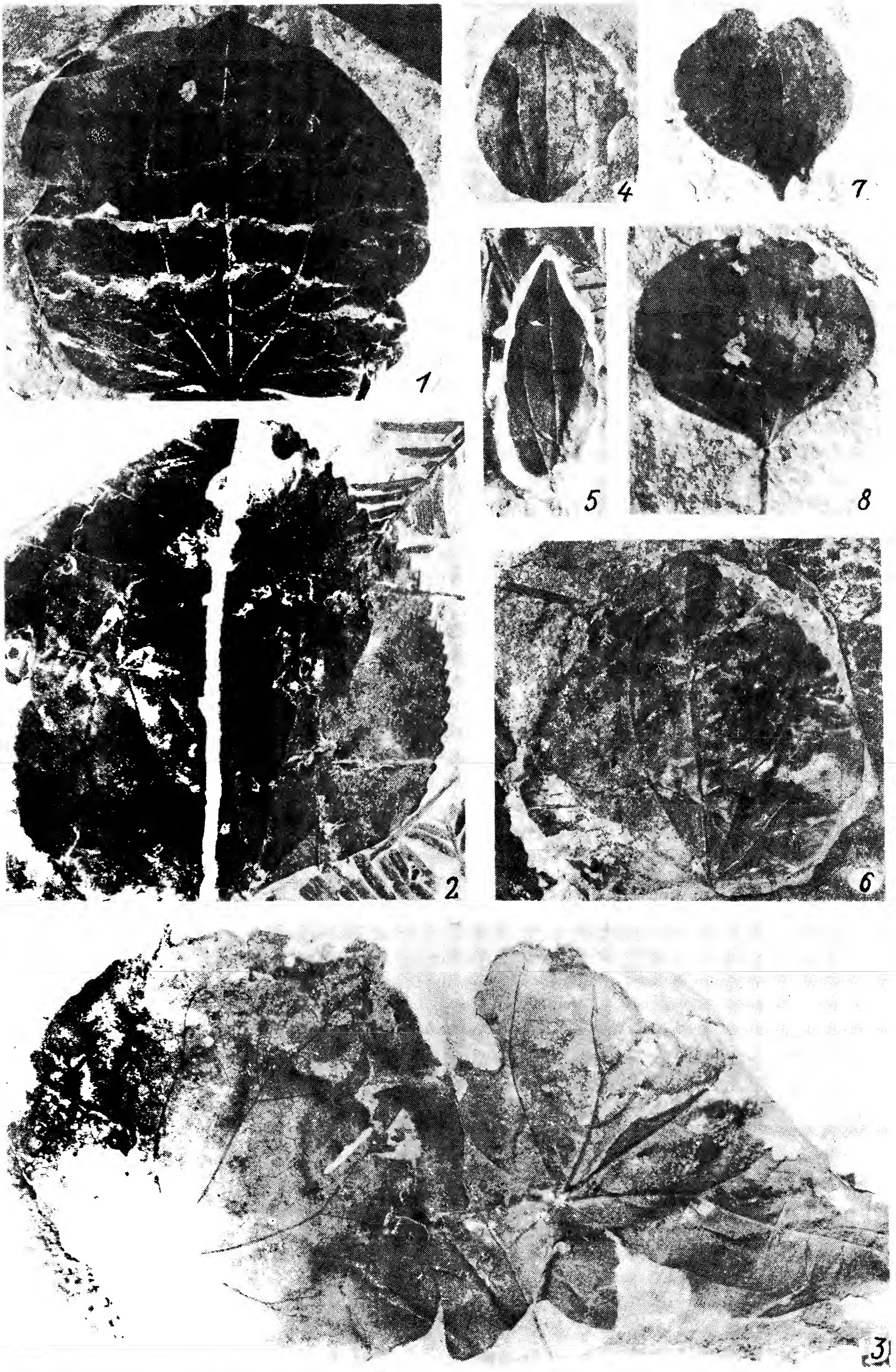


Таблица III.

1—6 — Trochodendroides arctica: 1 — обр. 1039, *2* — обр. 1040, *3* — обр. 1044, *4* — обр. 1045, *5* — обр. 1041, *6* — обр. 1042; *7, 8 — T. bifida: 7* — обр. 870, голотип, *8* — обр. 873. *1—8* — нат. вел.

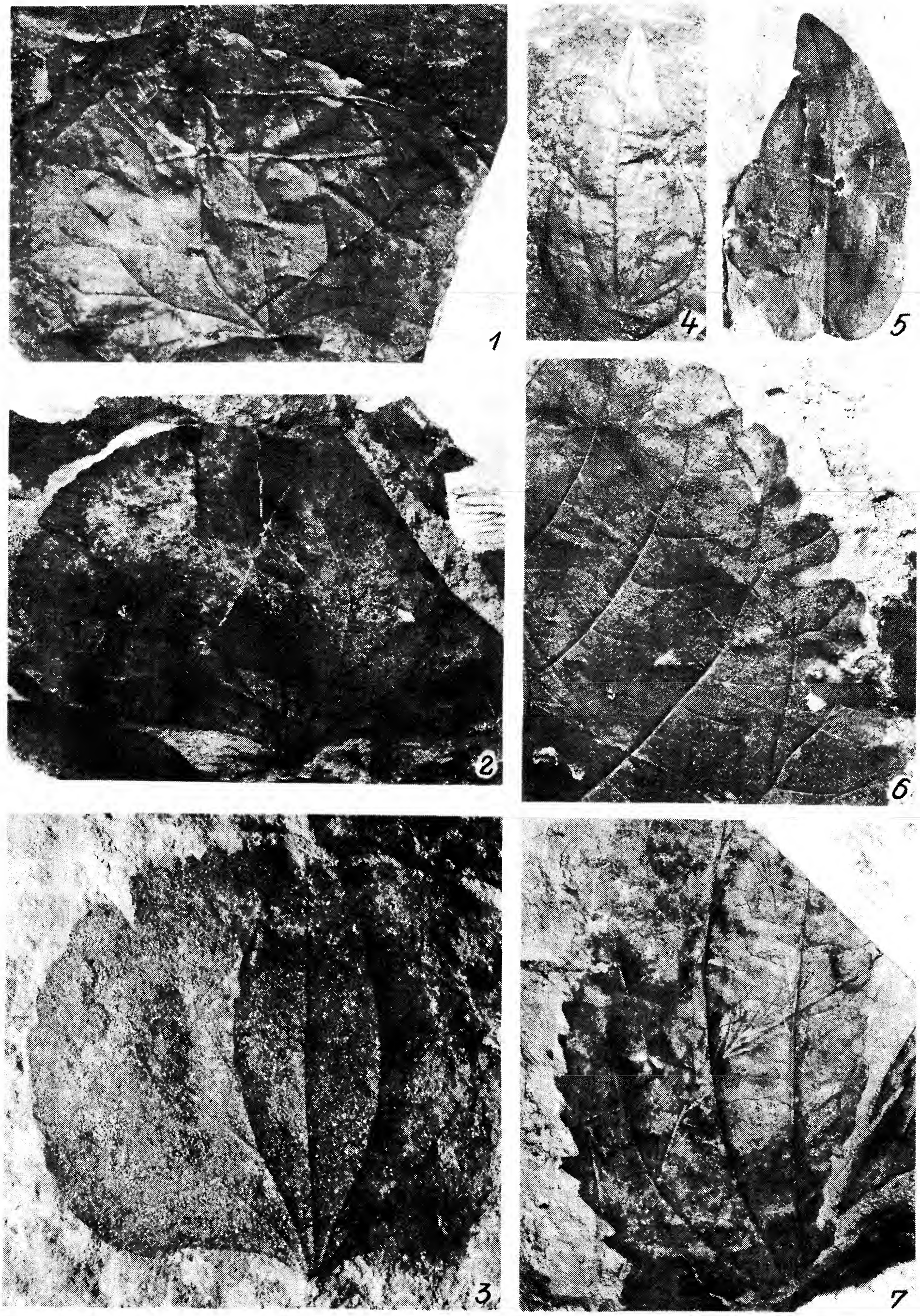


Таблица IV.

1—5 — Trochodendroides arctica: 1 — обр. 1043, *2* — обр. 1046, *3* — обр. 1047, *4* — обр. 1049, *5* — обр. 1048; *6 — T. bidentata*, обр. 1002; *7 — T. lamutensis*, обр. 842. *1—7* — нат. вел.

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 3. 305—487